JANET, Charles

Le VOLVOX

Deuxième Mémoire

1922

PARIS
LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE
49, BOULEVARD SAINT-MICHEL

F. 34

QL
368
J 24

MBL/WHOI
0 0301 0015838 2

Charles JANET

LE VOLVOX

DEUXIÈME MÉMOIRE

PARIS

LES PRESSES UNIVERSITAIRES DE FRANCE

1922

LE VOLVOX

BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE

DEUXIÈME MÉMOIRE

Ce n'est pas sans difficultés que j'arrive à me procurer les Volvox nécessaires à mes recherches. L'espèce que je rencontre le plus souvent est, de beaucoup, le Volvox aureus. Je ne recueille que rarement des Volvox globator. Charles F. Rousselet, de Londres, a trouvé, en septembre, à Baden-Baden, dans une petite mare, une population très dense de cette espèce, population composée, presque uniquement, d'individus femelles, porteurs d'œufs, à divers états de maturité. Il a eu l'amabilité de m'envoyer une partie de sa récolte et c'est avec elle que j'ai fait les premières et les plus nombreuses des préparations utilisées dans la présente étude. Je lui adresse, à ce sujet, mes bien vifs remerciements.

LA BLASTÉA VÉGÉTALE

Lorsque nous rencontrons une blastéa de Volvox, telle que la blastéa spermienne représentée par la figure 28, nous pouvons, sans crainte de nous tromper, nous considérer comme étant en présence d'une représentation très fidèle d'un stade téléplastidien, primitif, ancestral, de l'Etre vivant, stade primitif qui s'est merveilleusement conservé chez le Végétal (blastéa téléplastidienne, symplastidienne, ellipsoïdale, à 2.048 cellules biflagellées, du Volvox aureus ; blastéa ontoplastidienne, syncytiale, ellipsoïdale, à 2.048 cellules biflagellées, du Vaucheria).

12417

Ce stade ancestral est encore bien représenté chez l'Animal par la blastéa ontoplastidienne (blastula) de l'Echinoderme, laquelle est composée, par exemple, de 1.024 cellules blastodermiques, uniflagellées.

ÉLÉMENTS CONSTITUTIFS DE L'ORTHOBIONTE

L'unité morphologique, primordiale, de l'édification des Etres vivants est le plastide (Haeckel 1866) généralement appelé cellule, surtout lorsque sa partie vivante (plastide) est entourée d'une enveloppe protectrice et de soutien, non vivante (membrane).

L'unité primitive de groupement des cellules est le mérisme qui présente :

1. un état initial, consistant en une cellule unique, appelée proplastide ;

2. un état ontogénétique, composé de plusieurs cellules encore aptes à se diviser, et appelées ontoplastides ou méristémies.

3. un état terminal, composé de cellules appelées téléplastides.

Les téléplastides sont :

ou bien des gonidies, aptes à se développer chacune en un nouveau mérisme ;

ou bien des ergasies contraintes à s'user, au service des gonidies, et inéluctablement condamnées à mourir.

Le mérisme, ou unité primordiale du groupement ontogénétique des cellules, se présente, soit sous la forme de plèthéa, soit sous la forme de blastéa, formes dont nous allons rappeler la définition.

Tout phylum est une chaîne continue de mérismes qui sont, alternativement, une plèthéa et une blastéa. L'ensemble connexe d'une plèthéa et de la blastéa qui lui fait suite est une plèthéo-blastéa. Celle-ci peut, par réduction de la plèthéa à l'état unicellulaire, se réduire à une blastéa (Volvocales).

Toute succession de plèthéo-blastéas conduisant d'un zygote initial donné, à un premier nouveau zygote, lequel est un complexe formé de protoplasmes nouveaux, constitue un orthobionte.

PLÈTHÉA

La plèthéa se présente sous trois formes primitives, dont les deux dernières sont dérivées de la première, et dont la troisième prend un grand développement phylogénétique. Dans ces trois formes, les cellules reconstituent leur volume primitif, après chaque bipartition.

1. La première forme est celle de *l'essaim plèthéen*, composé de plano-plastides ou cellules flagellées, libres et nageuses (Essaim plèthéen de Chrysomonadines) .

2. La deuxième forme est celle du *stroma* (nappe) composé de cellules qui ne se séparent plus, à l'état de plano-plastides, après chaque bipartition, mais qui restent réunies, en une nappe à une assise d'aplano-plastides ou cellules chez qui l'aptitude à l'émission du flagellum est momentanément inhibée. Dans cette assise, les cellules présentent une disposition ontogénétique en tétrades de cellules ou en tétrades de dyades de cellules (Stromatophytes : Enteromorpha, Monostroma, Ulva, voir p. 47).

3. La troisième forme, celle qui est, de beaucoup, la plus importante, est celle de la file de cellules, lesquelles sont primitivement disposées (Ulothrix) en tétrades linéaires. Si l'on tient compte, d'avance, de leur sort phylétique ultérieur, ces cellules peuvent être considérées comme étant des segments unicellulaires.

La file de segments primitivement unicellulaires (Ectocarpus Chaetophora, Coleochaete) devient une file de segments bicellulaires (Characée) ou par apparition secondaire de cloisonnements dans diverses directions une suite de segments multicellulaires (Floridée, Fucacée, Angiophyte).

Dans l'orthobionte du Volvox, toutes les plèthéas sont réduites à l'état unicellulaire. Elles peuvent, par conséquent, être considérées comme virtuelles et, même, comme ayant disparu.

Chez la plupart des Végétaux (Rhodophyte, Phaeophyte, Chlorophycée et Angiophyte) la plèthéa segmentée est considérablement développée et comprend des milliers de cellules.

BLASTÉA

La blastéa est le mérisme qui se développe, dans l'intérieur d'une membrane sphérique, par une ontogénèse rapide, réduc-

trice du volume des cellules, et qui conduit à une nappe tabulaire (fig. 5), ou cupuliforme, ou parfaitement sphérique (fig. 3, 4, 28, 30), composée d'une seule assise de cellules disposées, comme dans la plèthéa en stroma, en tétrades planes de cellules ou de dyades de cellules. La figure 5 (Volvox aureus) représente une nappe blastéenne tabulaire de 4 tétrades de dyades, c'est-à-dire de $4 \times 4 \times 2 = 32$ spermies. La figure 28 (Volvox globator) représente une blastéa, parfaitement sphérique, composée de 64 tétrades de dyades, c'est-à-dire de $64 \times 4 \times 2 = 512$ spermies. On rencontre parfois, chez le Volvox globator, des blastéas spermiennes sphériques de 256 tétrades, c'est-à-dire de 1024 spermies. Quant aux blastéas ergasio-gonidiennes, de cette même espèce, elles sont composées très souvent de $2^{12} = 4096$ (fig. 30) et parfois de $2^{14} = 16384$ téléplastides (ergasies et gonidies).

La blastéa spermienne de la figure 28 est encore emprisonnée dans ses deux membranes qui sont :

1. l'externe, la membrane téléplastidienne, maternelle ;
2. l'interne, la membrane proplastidienne, blastéenne.

Chez les Blastophytes (Voir p. 47) la blastéa prend un grand développement et peut comporter des milliers de cellules.

Mais, chez les Rhodophytes, les Phaeophytes, les Stromatophytes et les Angiophytes (Voir p. 47) la blastéa est généralement réduite à 128, ou 64, ou 32, ou 16, ou 8, ou 4, ou 2 cellules, ou même à une seule cellule.

Lorsque la blastéa d'une plèthéo-blastéa devient secondairement unicellulaire, ce qui est fréquent (certaines blastéas sporiennes des Ulothricacées et des Chaetophoracées, blastéas gamétiques du Polysiphonia et du Laminaria) elle ne doit pas être considérée comme ayant disparu, car elle est représentée par un état unicellulaire qui comporte quelques processus blastéens caractéristiques, tels que la contraction, la formation d'une membrane blastéenne et le rejet de parties protoplasmiques usées.

Au point de vue des liaisons des cellules entre elles, il y a lieu de distinguer

1. la blastéa qui se résout, intégralement, en un essaim blastéen de plano-spores libres et nageuses (blastéa de l'Haematococcus, blastéa spermienne du Volvox) ;

2. la blastéa symplastidienne, dont les téléplastides restent longtemps et même, parfois, jusqu'à l'évanouissement de la blastéa, réunis entre eux par des plasmodesmes (blastéas de l'Eudorina et du Volvox) ;

3. la blastéa syncytiale, dont les téléplastides sont largement soudés les uns aux autres (blastéa ontoplastidienne flagellée, libre et nageuse du Vaucheria, blastéa ontoplastidienne du Botrydium).

L'ontogénèse de toutes ces blastéas est similaire de celle de la blastéa volvocéenne, ontogénèse qui consiste en une succession de bipartitions croisées, génératrices d'une nappe tabulaire, ou cupuliforme, ou sphérique, de cellules disposées en tétrades de cellules, ou en trétades de dyades de cellules.

Les blastéas téléplastidiennes, unicellulaires, que l'on rencontre chez les Végétaux, sont assimilables au stade unicellulaire de la blastéa volvocéenne.

Les blastéas, dont les télestades comportent 2, ou 4, ou 8... téléplastides, sont assimilables aux ontostades correspondants, comportant 2, ou 4, ou 8... ontoplastides, de la blastéa volvocéenne.

Dans le genre Volvox, la blastéa arrive à multiplier ses cellules au point d'atteindre plusieurs milliers de téléplastides dont les uns sont des ergasies et les autres, des gonidies.

GÉNÉRATION

Les plèthéo-blastéas qui constituent un orthobionte végétal se groupent en une (Fucus), ou deux (alternance hofmeistérienne de générations des Muscinées) ou trois générations (Characée, Œdogoniacée).

Par génération, nous entendons la plèthéo-blastéa, ou la succession de plusieurs plèthéo-blastéas, ayant :

pour proplastide :

soit un zygote,

soit une oosphère se développant par une ~~ontogénèse~~ facultative,

soit une oosphère devenue nécessairement et définitivement parthénogénétique ;

pour téléplastide, une cellule de l'une de ces trois mêmes sortes.

COMPOSITION DE L'ORTHOBIONTE DU VOLVOX $\gamma\mathfrak{o}\,|||\,+\,\alpha'\mathfrak{o}\,+\,\beta'\mathfrak{o}\,+\,\left\{\begin{matrix}\gamma'\mathfrak{o}\\ \gamma'\mathfrak{o}\end{matrix}\right.$

Il résulte d'un travail récent de W. Zimmermann (1921) que, chez le Volvox, la méose est réalisée par la première bipartition du zygote, autrement dit, par la première cinèse de l'ontogénèse de la blastéa initiale de l'orthobionte. La formule orthobiontique du Volvox, est, par conséquent,

$$\gamma\mathfrak{o}\,|||\,+\,\alpha'_1\mathfrak{o}\,+\,\ldots\ldots\,+\,\alpha'_n\mathfrak{o}\,+\,\beta'\mathfrak{o}\,+\,\left\{\begin{matrix}\gamma'\mathfrak{o}\\ \gamma'\mathfrak{o}\end{matrix}\right.$$

Cette formule peut s'écrire, plus simplement,

$$\gamma\mathfrak{o}\,|||\,+\,\alpha'\mathfrak{o}\,+\,\beta'\mathfrak{o}\,+\,\left\{\begin{matrix}\gamma'\mathfrak{o}\\ \gamma'\mathfrak{o}\end{matrix}\right.$$

en spécifiant que $\alpha'\mathfrak{o}$ représente, non pas une seule blastéa, mais une série facultative, c'est-à-dire longue, ou courte, ou nulle, de blastéas asexuées, toutes, à peu près semblables entre elles ; en sorte que, si l'on veut réduire la formule aux mérismes strictement nécessaires, elle devient.

$$\gamma\mathfrak{o}\,|||\,+\,\beta'\mathfrak{o}\,+\,\left\{\begin{matrix}\gamma'\mathfrak{o}\\ \gamma'\mathfrak{o}\end{matrix}\right.$$

Mais, c'est là une forme qui ne se présente, sans doute, que très exceptionnellement et c'est la seconde des trois formules ci-dessus, qu'il y a lieu d'adopter.

Cette formule traduit la constitution orthobiontique dont nous allons donner la description et elle trouvera, dans cette description, son explication détaillée.

L'orthobionte du Volvox ne comporte que des blastéas, symbolisées, dans les formules orthobiontiques, par des lettres grecques. La structure typique de ces blastéas est représentée par les figures 3, 4, 5, 11 à 23, 27 et 28.

Tous les stades de plèthéas (stades qui ont fourni les thalles des Rhodophytes, des Phaeophytes et des Chlorophycées, le prothalle et le cormus du Ptéridophyte, et qui sont indiqués, dans les formules orthobiontiques, par des lettres romaines ou italiques) sont franchis, chez le Volvox, à l'état unicellulaire. Ils sont, par conséquent, virtuels et peuvent être supprimés des

formules orthobiontiques, parce que leur disparition phylogénétique ne laisse aucune trace importante dans l'orthobionte.

Au contraire, celles des blastéas qui sont devenues unicellulaires, au cours de la phylogénèse, ne peuvent pas être supprimées, dans les formules orthobiontiques, parce que leur existence persiste à se manifester par certains faits bien définis et par le rôle ontogénétique qu'elles continuent à remplir. Il est probable que la réduction de la blastéa à l'état unicellulaire ne se présente pas chez le Volvox, car il y a de fortes raisons pour admettre que sa blastéa oosphérienne, qui est en apparence unicellulaire, est, en réalité, multicellulaire.

ALTERNANCE MÉOSPOROPHYTO - GAMÉTOPHYTIQUE

Lorsqu'un orthobionte comprend :

soit un proto-orthobionte, suivi d'un deuto-orthobionte parthénogénétique, facultatif ;

soit un méosporophyte, suivi d'un gamétophyte nécessaire et comportant :

soit une seule génération (Polysiphonia, Laminaria, Angiophyte),

soit deux générations (Characée, Oedogonium),

cela est indiqué, dans les formules orthobiontiques, par cette convention que :

les lettres symbolisant les mérismes du proto-orthobionte ou du méosporophyte ne sont pas accompagnées d'un accent ;

les lettres symbolisant les mérismes du deuto-orthobionte ou du gamétophyte sont accompagnées :

d'un accent simple (’), s'il s'agit d'une deuxième génération ;

d'un acent double (”), s'il s'agit d'une troisième génération.

Dans celles des formules orthobiontiques qui comprennent deux générations successives, dont la seconde ne diffère de la première que parce qu'elle provient d'un développement parthénogénétique facultatif qui n'entraîne pas une différenciation morphologique notable, nous séparons ces deux générations par le signe |. Cela peut se présenter chez l'Ectocarpus siliculosus, qui peut comporter, à la suite d'une première génération néces-

saire, une génération parthénogénétique facultative (Berthold, Oltmanns). La formule orthobiontique est, dans ce cas,

$$c + \gamma \mid + c' + \gamma'$$

Dans celles des formules orthobiontiques qui comprennent deux générations successives dont l'une est un méosporophyte et, l'autre, un gamétophyte, nécessaires l'un et l'autre, mais ne présentant pas entre eux de différences morphologiques considérables, nous séparons ces deux générations par le signe ||. Cela se présente chez le Phaeophyte Dictyota, dont la formule, abstraction faite de l'indication de la sexualité des mérismes, est

$$c + \gamma \mid\mid + c' + \gamma'$$

Dans celles des formules orthobiontiques qui comprennent un méosporophyte et un gamétophyte, à la fois nécessaires et très différenciés l'un de l'autre, comme c'est le cas chez les Phaeophytes Cutleria et Laminaria et chez le Bryophyte, le Ptéridophyte et l'Anthophyte, nous séparons ces deux générations par le signe |||. Ainsi, abstraction faite de l'indication de la sexualité des mérismes, la formule orthobiontique des types qui viennent d'être énumérés est

$$c + \gamma \mid\mid\mid + c' + \gamma'$$

Dans la formule du Volvox, nous séparons, de même, le méosporophyte et le gamétophyte par le signe |||, parce que, bien qu'il n'y ait pas de différences morphologiques notables entre la blastéa méosporophytique et les blastéas gamétophytiques, il y a, entre le méosporophyte et le gamétophyte, une grande différence de constitution.

En effet :

le méosporophyte est réduit à :

la blastéa méotique, ergasio-gonidienne, γ ♂

tandis que le gamétophyte comporte :

une série plus ou moins longue de blastéas asexuées α' ♂

la blastéa gamétocytique, ergasio-gonidienne β' ♂

la blastéa spermienne, purement gonidienne γ' ♂,

la blastéa oosphérienne, γ' ♀.

Les ontogénèses de toutes les blastéas gamétophytiques (blastéas qui suivent le signe |||) ne comportent que des cinèses haploïdes.

Dans la formule orthobiontique du Volvox, comme dans la

formule orthobiontique de tout Etre vivant, l'accolade indique la séparation de la partie mâle et de la partie femelle de l'orthobionte.

LA BLASTÉA CHEZ LES VOLVOCALES

Depuis l'époque où Haeckel a donné :

le nom de *blastéa*, à un stade téléplastidien, primitif, hypothétique, de la phylogénèse animale,

le nom de *blastula*, à l'onto-stade qui, dans les ontogénèses des Métazoaires, répète le phylo-stade de blastéa,

l'importance de l'agencement cellulaire de ces stades blastéens a été bien établie dans le Règne animal.

Il ne semble pas que l'on ait reconnu, jusqu'ici, que l'agencement blastéen est un agencement propre à tous les Etres vivants, c'est-à-dire à l'Etre vivant primitif et à ses dérivés, le Végétal et l'Animal. Il se trouve, cependant, que les meilleures représentations actuelles de la blastéa primitive, ancestrale, végétale ou animale, sont :

1. la blastéa téléplastidienne, symplastidienne, purement gonidienne, de l'Eudorina, composée de $2^5 = 32$ cellules biflagellées ;

2. la blastéa téléplastidienne, symplastidienne, ergasiogonidienne, du Volvox, composée de $2^4 = 16$ à $2^{14} = 16\,384$ téléplastides biflagellés (fig. 3, 4, 5, 23 et 28).

3. la blastéa ontoplastidienne syncytiale, nageuse du Vaucheria, composée $2^{10} = 1\,024$ ou de $2^{11} = 2\,048$ ontoplastides biflagellés.

Le tube du Vaucheria est une blastéa fixée qui, primitivement aquatique et flagellée, est devenue aquatico-terrestre. Il est en conséquence dépourvu de flagellums. Toutefois, chez le Vaucheria, la ténacité de la répétition ontogénétique de certains phylostades se montre telle que :

1. il y a, comme chez la presque totalité des Etres vivants, une blastéa spermienne qui, ici, peut être fragmentée, et qui se résout, par exemple, en 1024 spermies biflagellées ;

2. il y a, souvent (ce qui est un fait exceptionnel, extrêmement intéressant au point de vue phylogénétique), apparition d'un ontostade initial du mérisme tubulaire non flagellé, ontostade qui consiste en cette belle blastéa ontoplastidienne, syncy-

tiale, à 1 024 ou 2 048 plastides biflagellés, dont il vient d'être question.

La vésicule du Botrydium, vésicule qui, dans certaines circonstances, peut rester longtemps parfaitement sphérique (par exemple jusqu'au stade de 512 plastides syncytiaux) avant d'émettre une évagination tubulaire, géotropique, absorbante, est une blastéa adaptée à l'existence terrestre, mais qui, en fin d'ontogénèse, se résout en un essaim blastéen, composé d'un très grand nombre de plano-spores uniflagellées, nombre qui peut dépasser 60 000.

A l'agencement blastéen, partout où nous le rencontrons, qu'il soit végétal ou animal, ontoplastidien ou téléplastidien, nous donnons, en vue de conserver à la terminologie orthobiontique sa grande simplicité, l'unique dénomination de blastéa.

TÉLÉPLASTIDES DES BLASTÉAS VOLVOCÉENNES

Chez les Volvocales de la famille des *Chlamydomonadacées* (Chlamydomonas, Haematococcus), les blastéas sont purement gonidiennes, non flagellées et immobiles pendant toute la durée de leur ontogénèse. Elles sont, en général, composées de 4 à 64 téléplastides. En fin d'ontogénèse, elles se résolvent intégralement en planospores biflagellées qui se libèrent, partent immédiatement à la nage et ne tardent pas à se développer, chacune, en une nouvelle blastéa.

Chez les Volvocacées de la sous-famille des *Eudorinées* (Gonium, Pandorina, Eudorina), les blastéas sont encore non-flagellées, pendant toute la durée de leur ontogénèse et tous leurs téléplastides sont encore des gonidies biflagellées ; mais, au lieu de se libérer et de partir à la nage pour se disséminer, ces gonidies biflagellées perdent leurs flagellums et se développent, *in situ*, en blastéas qui n'émettent leurs flagellums et ne se libèrent que lorsque le nombre définitif de leurs cellules (téléplastides) est atteint. Ce nombre est de 4 chez le Gonium sociale, de 16 chez le Gonium pectorale, de 32 chez l'Eudorina elegans.

Chez les Volvocacées de la sous-famille des *Volvocinées* (Pleodorina, Campbellosphaera, Volvox) les blastéas ont subi la différenciation ergasio-gonidienne, différenciation très importante, qui se montre extraordinairement féconde, au point de vue phylogénétique, dans le phylum animal, mais ne l'est que

fort peu, dans le phylum volvocéen, et pas du tout, dans le reste du phylum végétal.

Dans l'évolution phylogénétique de la différenciation ergasio-gonidienne des Volvocales, le nombre des ergasies va en augmentant de plus en plus, tandis que le nombre résiduel des gonidies devient, relativement, de plus en plus faible.

Ainsi, les blastéas asexuées donnent :

Chez les types purement gonidiens :

chez l'Haematococcus pluvialis, 4 gonidies (planospores biflagellées, qui partent à la nage),

chez le Gonium sociale, 4 gonidies (lesquelles sont, comme les gonidies de toutes les Volvocacées énumérées ci-après, des spores ou cytes biflagellés, se développant *in situ*),

chez le Gonium pectorale, 16 gonidies,

chez l'Eudorina elegans, 32 gonidies ;

Chez les types ayant acquis la différenciation ergasio-gonidienne :

chez le Pleodorina illinoisensis Kofoid, 4 ergasies et 28 gonidies,

chez le Pleodorina californica Shaw, 64 ergasies et 64 gonidies,

chez le Volvox aureus Ehrgb., souvent 1 016 ergasies et 8 gonidies,

chez le Volvox globator Ehrbg., jusqu'à 16 000 ergasies et, souvent, 8 à 14 gonidies.

PHIALOPORE

La nappe cellulaire, sphérique, qui constitue la blastéa volvocéenne, comporte un phialopore (fig. 29 et 31). Le phialopore est une aire bordée de 8 à 20 plastides, aire sur laquelle chez le Volvox aureus, le gléum résultant de la gélification des membranes cellulaires forme un petit mamelon. Le phialopore est entouré, mais non traversé, par des plasmodesmes. Le pourtour du phialopore de la blastéa sphérique correspond au pourtour extérieur des blastéas tabulaires (fig. 5) et au pourtour des bords de l'ouverture des blastéas cupuliformes.

Dans les blastéas autres que celle provenant du zygote, le pourtour du phialopore représente, aussi, la ligne de raccordement de la blastéa considérée avec sa blastéa maternelle (fig. 29 et 31).

PLASMODESMES

Les plastides (ergasies et gonidies) constitutifs de la blastéa deviennent très nombreux chez le Volvox. Leur nombre peut atteindre un ou plusieurs milliers et même, chez certaines espèces, des dizaines de mille. Ils sont réunis entre eux par des plasmodesmes (fig. 3, 21, 23, 27, 28, 29, 31). Ce sont, par conséquent, des blastéas symplastidiennes. Toutefois, il arrive, plus ou moins précocément, par exemple au moment où les plastides, jusqu'alors contigus, commencent à s'écarter les uns des autres, que les plasmodesmes disparaissent (Volvox tertius Meyer, Campbellosphaera obversa Shaw) en sorte que la blastéa symplastidienne devient une blastéa cœnobienne, coloniale, c'est-à-dire répète l'état téléplastidien ancestral des blastéas purement gonidiennes.

Dans la blastéa spermienne (fig. 28), les plasmodesmes existent, sans être visibles, pendant toute la durée de l'ontogénèse. Ils maintiennent les ontoplastides et, finalement, les spermies étroitement serrées les unes contre les autres. Ils disparaissent, dès que la blastéa spermienne est complètement mature et celle-ci ne tarde pas à se résoudre en un essaim blastéen de spermies biflagellées nageuses.

Dans nos précédents travaux, nous avons employé les deux dénominations de *plasmonèmes* et de *plasmodesmes* pour les liens protoplasmiques qui, aussi bien dans certaines plèthéas que dans certaines blastéas, unissent les cellules entre elles et font du mérisme non pas un cénobium colonial, composé de cellules complètement indépendantes les unes des autres, mais un symplastidium primaire, c'est-à-dire un ensemble protoplasmique qui est continu dès le début, et reste continu pendant toute la durée de son ontogénèse.

Les définitions, bien distinctes, de ces deux termes étaient :

1. Pour les plasmonèmes : liens protoplasmiques *primaires*, résiduels, résultant d'un inachèvement des bipartitions cinétiques des cellules.

2. Pour les plasmodesmes : liaisons protoplasmiques, néoformées, que les cellules en contact contractent *secondairement* entre elles.

Cet emploi de deux dénominations différentes m'a paru justifiée par les faits suivants.

1. Les liens protoplasmiques (plasmonèmes) de la blastéa volvocéenne sont des liens d'*origine primaire*, car je les vois ap-

paraître au stade 2 et je les retrouve à tous les stades ultérieurs (fig. 3, 23, 29, 31). Ce sont, bien certainement, des liens résiduels d'inachèvement des bipartitions. Leur multiplication s'effectue :

par néo-formation,

par fissuration de plasmonèmes préexistants, fissuration produite par les prolongements des surfaces de bipartition et qui se réalise :

soit suivant 2 directions, diposées comme les 2 jambages de la lettre V,

soit suivant 3 directions, disposées comme les 3 jambages de la lettre N.

Ce sont ces liens protoplasmiques qui maintiennent les ontoplastides de la blastéa volvocéenne si étroitement serrés les uns contre les autres (fig. 22). Lors de l'écartement des téléplastides, les gros plasmonèmes se dissocient en faisceaux et s'allongent en filaments très ténus, pour persister jusqu'à l'évanouissement de la blastéa (Volvox globator Ehrbg., Volvox aureus Ehrbg.), ou disparaître avant cet évanouissement (Volvox tertius Meyer, Campbellosphaera obversa, Shaw).

Ce processus de formation des plasmonèmes fait, de la blastéa volvocéenne (tout au moins de la blastéa volvocéenne jeune), un *symplastidium primaire.*

2. Au contraire, les liens protoplasmiques, en faisceaux, qui réunissent les cellules du cormus des Anthophytes, liens qui ont été découverts par Tangl (1897) et qui ont reçu de Strasburger (1901) la dénomination universellement adoptée de plasmodesmes, ont été considérés par ce dernier auteur comme n'étant pas des formations résiduelles, en rapport avec les fuseaux cinétiques, mais, comme étant des néo-formations, ou formations *d'origine secondaire,* qui s'insinueraient, après coup, dans les premières strates de la membrane et obligeraient les strates d'épaississement ultérieur de cette membrane à réserver des canaux.

Mais il n'est pas absolument certain que les filaments protoplasmiques de Tangl (plasmodesmes de Strasburger) soient d'origine secondaire. Peut-être sont-ils, eux aussi, comme les liens volvocéens, d'origine primaire (résidus d'inachèvement de bipartitions, résidus qui contiennent ou ne contiennent pas des restes de fuseaux cinétiques). S'il en est ainsi, on peut se contenter de l'unique dénomination de plasmodesmes et l'appliquer aussi au Volvox.

ERGASIUM DU MÉRISME

Dans les mérismes à caractères primitifs (plèthéas et blastéas) parvenus au terme de leur ontogénèse, toutes les cellules sont des cellules reproductrices, auxquelles nous donnons la dénomination, tout à fait générale, pour tous les Etres vivants, de *gonidies*. Comme exemple de mérismes purement gonidiens, on peut citer la plèthéa, en filament libre, de l'Ulothrix, la blastéa de l'Eudorina et celle du Pandorina, la blastéa spermienne du Volvox, celle du Fucus et, même, la blastéa spermienne de tout Etre vivant, végétal ou animal. La blastéa spermienne est, d'ailleurs, la seule qui, tout en réduisant de plus en plus, jusqu'à l'état quadricellulaire (Insecte), jusqu'à l'état bicellulaire (blastéa spermienne méotique de certains Animaux d'après Bugnion et Popoff, blastéa spermienne haploïde des Angiophytes) et, même, jusqu'à l'unité (Polysiphonia, Laminaria), le nombre de ses téléplastides (spermies), conserve absolument intact, au cours de la phylogénèse de tous les Etres vivants, son état purement gonidien, primitif, ancestral.

Mais cet état purement gonidien ne donne pas encore, au mérisme, les moyens de fournir une ample évolution phylogénétique. Une telle évolution n'est mise en route, dans le mérisme (dans la plèthéa des Végétaux et dans la blastéa des Animaux) et, par conséquent, dans l'orthobionte ou unité d'Etre vivant, qu'au moment ou apparaît la différenciation ergasio-gonidienne, différenciation qui est le plus important de tous les faits survenant au cours des phylogénèses.

La différenciation ergasio-gonidienne :

1. transforme une partie des gonidies du mérisme en ergasies contraintes à s'épuiser en remplissant la tâche qui leur est imposée, et inéluctablement vouées à la mort ;

2. réserve les autres cellules du mérisme, comme groupe résiduel de gonidies, c'est-à-dire de cellules conservant l'aptitude primitive, ancestrale, à l'impérissabilité éventuelle.

Dès lors, le mérisme comprend deux parties.

1. L'une de ces deux parties est l'ensemble des ergasies, c'est-à-dire l'ergasium du mérisme, ergasium qui se montre apte à ces évolutions si longues et si amples qui :

portant sur la plèthéa, conduisent de l'ancêtre de l'Ulothrix à la Monocotylédone ;

portant sur la blastéa, conduisent du Protozoaire au Mammifère.

2. L'autre de ces deux parties est l'ensemble des gonidies, c'est-à-dire le gonidium du mérisme, gonidium qui, n'évoluant guère, au point de vue morphologique, semble n'avoir d'autre rôle que de transmettre, de mérisme en mérisme, sous un volume minuscule et sous une forme sans cesse rajeunie par épuration et par élimination blastéenne de parties usées, le protoplasme spécifique. Ce protoplasme spécifique, tout en faisant apparaître une succession de mérismes qui peuvent différer notablement entre eux (comme, par exemple, les mérismes méosporophytiques et gamétophytiques d'une Fougère), demeure à peu près intact, jusqu'au moment où la gamie, créatrice du zygote ou cellule initiale d'un nouvel orthobionte, lui fait subir, par quelques combinaisons physico-chimiques très complexes, une mutation ou transformation phylogénétique élémentaire; transformation qui :

suivant sa nature, est effaçable (constance de l'espèce) ou ineffaçable (évolution phylogénétique) ;

suivant les circonstances rencontrées, donne un type viable (continuation de l'évolution phylogénétique) ou non viable (extinction du rameau phylétique).

SOMA DU MÉTAZOAIRE

Conformément à l'usage, nous avons, dans notre premier Mémoire sur le Volvox (1912), donné le qualificatif de somatique aux ergasies de la blastéa volvocéenne. Cette qualification doit être abandonnée. En effet, le terme, très spécial, de soma, n'est pas l'équivalent du terme, très général, d'ergasium. Le soma est un ergasium, mais tout ergasium n'est pas un soma.

Chez tous ceux des Etres vivants, végétaux et animaux, qui ont notablement évolué, un ou plusieurs des mérismes de l'orthobionte différencient un ergasium, mais le soma n'existe que dans l'orthobionte animal et, là, il comporte une définition d'une extrême précision. Il est l'ergasium de la blastéa initiale, somato-sporienne, α. Ainsi, chez le Métazoaire, dont la formule orthobiontique est

$$\left\{\begin{array}{l} \alpha\♂ + b\♂ + \beta\♂ + \gamma\♂ \\ \alpha\♀ + b\♀ + \beta\♀ + \gamma\♀ \end{array}\right.$$

les mérismes se caractérisent, au point de vue ergasio-gonidien, par exemple chez l'Insecte femelle, comme l'indique l'énumération suivante :

1. Blastéa somato-sporienne α ♀ :
   ergasium : soma femelle,
   gonidium : ensemble des gyno-spores ou cellules germinales primordiales femelles ;
2. Plèthéa gyno-gonienne b ♀ :
   ergasium : absent,
   gonidium : essaim de gyno-gonies ou cellules-mères de blastéas oocytiques ;
3. Blastéa oocytique β ♀ :
   ergasium : groupe d'oocytes abortifs transformés en ergasies nourricières,
   gonidium : un seul oocyte évolutif, gorgé de substances de réserve ;
4. Blastéa oosphérienne γ ♀ :
   ergasium : trois oosphères abortives, transformés en globules polaires,
   gonidium : une seule oosphère évolutive.

On voit donc que, chez le Volvox, dont l'orthobionte a pour formule

$$\gamma\text{♂}\,|||\, + \alpha'\text{♂} + \beta'\text{♀} + \begin{cases}\gamma'\text{♂}\\ \gamma'\text{♀}\end{cases}$$

non plus que chez les autres Végétaux, le Bryophyte par exemple, dont la formule orthobiontique est

$$c\text{♂} + \gamma\text{♂}\,|||\, + c'\text{♀} + \begin{cases}\gamma'\text{♂}\\ \gamma'\text{♀}\end{cases}$$

il vaut mieux parler d'ergasies et d'ergasium que de cellules somatiques et de soma, ce dernier représentant une différenciation ergasienne très spéciale et poussée extrêmement loin.

DÉNOMINATION ORTHOBIONTIQUE DES CELLULES REPRODUCTRICES CHEZ LE VOLVOX

L'étude de la constitution orthobiontique du Végétal et de l'Animal conduit à adopter, pour la dénomination des cellules reproductrices, dans l'ensemble des Etres vivants, une terminologie uniforme.

Il se trouve que cette terminologie est très simple, parce qu'elle n'est composée que d'un petit nombre de termes choisis, de préférence, parmi ceux, si nombreux, que l'on emploie couramment. De plus, ces termes reçoivent, ce qui n'a pas toujours été fait jusqu'ici, des définitions générales, simples et précises.

Cette terminologie n'est pas basée sur la considération de la reproduction des individus. Les individus ne sont, en effet, que des associations très variables de mérismes, associations très importantes au point de vue physiologique, mais de valeur non prépondérante aux points de vue phylogénétique et orthobiontique. Cette terminologie est basée sur la considération de la reproduction du mérisme, lequel constitue, aux points de vue physiologique, morphologique, ontogénétique et phylogénétique, à la fois :

1. la véritable unité primordiale, fondamentale et indestructible, du groupement des cellules ;

2. le véritable élément de la constitution de l'orthobionte ou unité d'Etre vivant.

Tout mérisme se résout intégralement en cellules reproductrices, s'il est un mérisme à caractères très primitifs.

Il est composé d'ergasies et d'un groupe résiduel de cellules reproductrices s'il a subi la différenciation ergasio-gonidienne.

Dans tous les cas, le mérisme est nécessairement producteur de cellules reproductrices dont chacune se développe en un nouveau mérisme.

A toute cellule reproductrice du mérisme, et sans nous occuper tout d'abord des caractères particuliers et distinctifs qu'elle peut présenter, nous donnons la dénomination de *gonidie*.

Parmi les gonidies, il y en a d'un type spécial qui existe (sauf disparition cénogénétique) chez tout Etre vivant. C'est le gamète, qui se présente sous deux formes, la spermie et l'oosphère, dont la combinaison produit le zygote ou état unicellulaire initial d'un nouvel orthobionte.

Ces types de gonidies (spermie, oosphère et zygote) se retrouvent chez les Volvocacées.

Mais le Volvox présente, en outre, trois autres sortes de gonidies auxquelles les anciens auteurs ont, précisément, donné cette même dénomination de gonidie (parthéno-gonidie, androgonidie, gyno-gonidie). Cette dénomination de gonidie peut,

évidemment, être conservée dans la terminologie orthobiontique du Volvox.

Dans le terme d'andro-gonidie, le qualificatif andro est bien justifié par ce fait qu'il s'agit de gonidies prédéterminées à conduire exclusivement à des spermies.

Dans le terme de gyno-gonidie le qualificatif gyno est bien justifié par ce fait qu'il s'agit de gonidies prédéterminées à conduire exclusivement à des oosphères.

Dans le terme parthéno-gonidie, le qualificatif parthéno est, dans une certaine mesure, critiquable. Si on ne l'accepte pas, les gonidies auxquelles on l'applique peuvent être dénommées, simplement, gonidies asexuées.

Mais, la série indéfinie de mérismes, qui constitue l'enchaînement des orthobiontes, est, chez l'Etre vivant primitif et chez un bon nombre d'Etres vivants ayant considérablement évolué, non pas une suite de mérismes d'une seule sorte, mais une suite d'alternances composées, chacune, de deux mérismes distincts, une pléthéa et une blastéa.

Il y a donc lieu de distinguer :

1. La gonidie produite par la plèthéa,
2. La gonidie produite par la blastéa.

Il se trouve que les dénominations orthobiontiques de ces deux sortes de gonidies peuvent être empruntées à la terminologie usuelle.

La première est une *gonie* (sporo-gonie, gaméto-gonie, oo-gonie, spermo-gonie)

La seconde est une *spore* (plano-spere, aplano-spore, méo-spore, andro-spore, gyno-spore).

Puisque tous les mérismes du Volvox sont des blastéas, toutes ses gonidies ont la valeur orthobiontique de spores. En fait, il est bien certain que, chez le Volvox :

1. l'ergasie, malgré sa transformation, de gonidie éventuellement impérissable, en cellule inéluctablement condamnée à mourir,
2. la spermie,
3. l'andro-gonidie jeune et encore flagellée,
4. la gyno-gonidie jeune et encore flagellée,

sont bien des plano-spores flagellées, typiques, qui (à la liberté près, laquelle n'est conservée, chez le Volvox, comme chez la plupart des autres Etres vivants, que par la spermie) ne diffèrent par aucun caractère important, des spores de structure primi-

tive typique, telles que les plano-spores des Chlorophycées.

Les gonidies du Volvox possèdent, par conséquent, la valeur orthobiontique de spores.

Mais, les définitions données, ci-dessus, pour la gonie et pour la spore doivent être complètées. Si on le fait, on dira :

1. la gonie est la gonidie, qui est produite par une plèthéa et qui est productrice d'une blastéa,

2. la spore est la gonidie qui est produite par une blastéa et qui est productrice d'une plèthéa.

Dans ces conditions, la dénomination de spore peut être laissée de côté, chez le Volvox, pour ces deux motifs :

1. Quelle n'a pas été employée jusqu'ici,

2. Que les spores du Volvox sont d'une nature particulière, à laquelle il est plus rationnel d'appliquer la dénomination dont il va être question.

Le Volvox est un type dans l'orthobionte duquel il n'y a que des blastéas, les stades de plèthéas étant, tous, franchis à l'état unicellulaire et par conséquent virtuel, ce qui permet de les éliminer de la formule orthobiontique.

Tandis que, chez la Fougère, la méospore issue de la blastéa méosporienne, quadricellulaire, conserve le caractère de spore jusqu'au moment où elle se développe en une plèthéa appelée prothalle, chez le Volvox, la spore est une cellule qui, tout en conservant son état unicellulaire, prend, successivement, les 3 valeurs orthobiontiques :

1. de spore,
2. de plèthéa unicellulaire, virtuelle,
3. de gonie.

Cette spore n'est donc pas, comme le veut la définition orthobiontique complète de la spore, une gonidie de passage d'une blastéa à une plèthéa, mais une gonidie de passage d'une blastéa à une blastéa.

Une telle spore mérite une dénomination particulière.

Existe-t-il, ailleurs que chez le Volvox, une gonidie effectuant le passage d'une blastéa à une blastéa et ayant déjà, une dénomination usuelle, qui puisse être généralisée et, par conséquent, introduite dans la terminologie orthobiontique? La réponse à cette question est affirmative. En effet, la gonidie à laquelle, chez l'Animal, La Valette-Saint-George a donné le nom d'oocyte, est (considérée, dans notre schéma orthobiontique du

Métazoaire) la gonidie de passage de la blastéa oocytique à la blastéa oosphérienne.

La dénomination de *cyte* peut donc être appliquée aux gonidies en question et trouve, ainsi, son utilisation, à la fois chez l'Animal et chez la Volvocacée.

Si on l'adopte, il en résulte que les démoninations employées, pour le Volvox, par les anciens auteurs, deviennent :

l'andro-gonidie, un spermo-cyte,
la gyno-gonidie, un oo-cyte,
la parthéno-gonidie, un cyte asexué.

ONTOGÉNÈSE DE LA BLASTÉA VOLVOCÉENNE

Au cours et à la fin de l'ontogénèse de la blastéa volvocéenne, la plupart des cellules sont hexagonales. Quelquefois, par suite de l'agencement sphérique, ou par suite d'irrégularités ontogénétiques accidentelles, une cellule présente 4 ou 5 ou 7 ou 8 côtés.

Dans le cas, le plus fréquent, où une cellule est hexagonale, elle est entourée de 6 cellules et elle porte, généralement, sur son pourtour, 6 plasmodesmes (ou faisceaux de plasmodesmes). Examinons dans quelles conditions l'ontogénèse multiplie ces cellules et leurs plasmodesmes.

CONSTITUTION DYADIQUE ET TÉTRADIQUE DE LA NAPPE BLASTÉENNE

L'ontogénèse de la nappe blastéenne du Volvox est une succession de bipartitions cellulaires croisées.

Il y a lieu de distinguer :

1. les bipartitions de rang pair, qui donnent les stades de $2^0 = 1$ (fig. 21), $2^2 = 4$, $2^4 = 16$ (fig. 3), $2^6 = 64$, $2^3 = 256$ cellules...,

2. les bipartitions de rang impair, qui donnent les stades de
$2^1 = 2$ (fig. 22), $2^3 = 8$, $2^5 = 32$ (fig. 5), $2^7 = 128$, $2^9 = 512$ cellules (fig. 28)...

MARINE BIOLOGICAL LAB

Chaque bipartition, de rang impair, crée des dyades de cellules (fig. 22 et 5).

Chaque bipartition, de rang pair, crée des dyades de dyades, c'est-à-dire des tétrades de cellules.

La nappe blastéenne volvocéenne, que l'on peut considérer comme étant fidèlement représentative de la nappe blastéenne primitive, végétale ou animale, est donc, à ses stades de bipartition de rang pair, une nappe composée de tétrades cellulaires, élémentaires.

Si l'on oriente la tétrade cellulaire, supposée vue de l'extérieur, de manière à lui donner une disposition losangique comportant :

1. une cellule supérieure et une cellule inférieure, qui ne se touchent pas ;

2. une cellule gauche et une cellule droite, qui se touchent, on pourra dire que le schéma des traces, sur la surface externe de la blastéa, des 3 plans des 2 bipartitions génératrices de la tétrade, présente la disposition d'une lettre X, modifiée de manière que les deux parties du 2e jambage ne tombent pas exactement l'une en face de l'autre et donnent un décrochement qui traduit l'existence, dans la tétrade, d'une facette de contact entre la cellule droite et la cellule gauche.

Toutes les blastéas de l'orthobionte du Volvox, sauf la blastéa γ ♂ sont des blastéas ergasio-gonidiennes, consistant, comme il vient d'être dit, en une nappe sphérique, formée de tétrades de plastides ou de tétrades de dyades de plastides.

Dans les blastéas, purement gonidiennes, de la Chlorophycée Ulothrix, les tétrades tendent à se séparer précocement les unes des autres, en sorte que la résolution libératrice des planospores comporte (dans le cas des micro-planospores) les stades suivants (Dodel 1876, pl. 3, fig. 6) :

1. libération de la blastéa à 32 cellules, encore entourée de sa membrane blastéenne,

2. dissociation de la blastéa libérée en 8 tétrades, dont chacune est assimilable à une blastéa élémentaire, tétraplastidienne, pourvue de sa membrane propre.

3. gélification des membranes des blastéas élémentaires et libération des planospores biflagellées qui se débarrassent des fragments de gelée non encore liquéfiés et partent immédiatement à la nage.

De même, chez le Chlamydomonas coccifera (Goroshankin,

1894), la blastéa purement gonidienne, à 16 cellules, consiste, à un certain stade de son développement, en une blastéa dissociée en quatre tétrades tabulaires.

Chez les Volvocacées (Eudorinées et Volvocinées) les dyades et les tétrades de cellules sont accolées, sans que rien n'indique leur limite, en sorte qu'il devient à peu près impossible de les distinguer, les unes des autres, si l'on a pas suivi leur ontogénèse. C'est ainsi que la blastéa spermienne tabulaire à 32 spermies du Volvox aureus, représentée dans la figure 5, est constituée, en réalité, malgré son aspect homogène, par quatre tétrades de dyades.

La constitution tétradique de la nappe qui constitue une blastéa résulte de ce que chacune des cellules provenant d'une bipartition de rang pair est la méristémie initiale d'un groupe tétradique, plan, dans lequel chaque cellule a une orientation propre.

MULTIPLICATION DES PLASMODESMES

Les bipartitions cellulaires ont, suivant leurs rapports avec les plasmodesmes préexistants, les divers résultats suivants :

1. La bipartition laisse, inchangés, certains plasmodesmes préexistants.

2. Elle fait apparaître un plasmodesme nouveau entre les deux nouvelles cellules résultant de la bipartition considérée.

3. Certains plasmodesmes préexistants sont divisés en deux, suivant la forme des deux jambages de la lettre V et se trouvent ensuite remplacés, chacun, par deux plasmodesmes correspondant à deux facettes de contact qui remplacent une facette de contact préexistante.

4. Certains plasmodesmes préexistants sont divisés en trois, suivant la forme des 3 jambages de la lettre N et se trouvent ensuite remplacés, chacun, par trois plasmodesmes correspondant à trois facettes de contact qui remplacent une facette préexistante.

Ces processus seront exposés, d'une façon plus détaillée et plus précise, dans un prochain travail.

EXAMEN SOMMAIRE DES CINQ SORTES DE BLASTÉAS CONSTITUTIVES DE L'ORTHOBIONTE DU VOLVOX

L'orthobionte du Volvox comporte, en général, cinq sortes de blastéas, indiquées dans l'énumération suivante :

Méosoporophyte :

1. La blastéa méotique, asexuée γ♂;

Gamétophyte :

2. Les blastéas gamétophytiques, asexuées, facultatives, α'♂, c'est-à-dire α'_1♂ à α'_n♂ (fig. 3, 4, 22 et 23).

3. La blastéa gamétocytique, normalement bisexuée, β'⚥ (fig. 28).

4. La blastéa spermienne γ'♂ (fig. 28).

5. La blastéa oosphérienne γ'♀ (fig. 11 à 19).

MÉOSPOROPHYTE DU VOLVOX

Les Fucacées ne présentent pas l'alternance méosporo-gamétique. Leur composition orthobiontique est

$$c + \gamma$$

Les autres Phaeophytes et les Angiophytes (Voir p. 47) présentent tous cette alternance de générations et leur composition orthobiontique est (par exemple chez le Cutleria, le Laminaria et le Bryophyte).

$$c + \gamma \,|||\, + c' + \gamma'$$

On voit que, dans ces formes, le méosporophyte $c+\gamma$ et le gamétophyte $c'+\gamma'$ sont réduits, l'un et l'autre, à une unique plèthéo-blastéa.

Chez les Chlorophycées qui, toutes, présentent l'alternance méosporo-gamétique,le gamétophyte peut comprendre plusieurs plèthéo-blastéas. Quant au méosporophyte il est, non seulement, réduit à une unique plèthéo-blastéa $c+\gamma$, mais, de plus, la plèthéa c est toujours réduite à l'état unicellulaire, ce qui la rend virtuelle et la fait disparaître de la formule orthobiontique. C'est ainsi que la composition orthobiontique de la Zygnemacée est

$$\gamma \,|||\, + c' + \gamma'$$

Chez le Volvox, qui peut être compris parmi les Chlorophycées (Voir p. 46), les plèthéas disparaissent de la formule orthobiontique, parce qu'elles sont, toutes, réduites à l'état unicellulaire, état virtuel puisqu'il se confond avec celui de gonidie. Il en résulte que la composition orthobiontique du Volvox est

$$\gamma \,\|\, + \alpha' + \beta' + \gamma'$$

ou, en indiquant la sexualité des mérismes,

$$\gamma\,\mathcal{P}\,\|\, + \alpha'\,\mathcal{P} + \beta'\,\underset{+}{\sigma} + \begin{cases} \gamma'\,\sigma \\ \gamma'\,\varphi \end{cases}$$

Par conséquent, chez le Volvox, le méosporophyte se réduit, en tout et pour tout, comme chez toutes les autres Chlorophycées à l'unique blastéa méotique $\gamma\,\mathcal{P}$.

BLASTÉA MÉOTIQUE ASEXUÉE, $\gamma\,\mathcal{P}$

La blastéa méotique $\gamma\,\mathcal{P}$ provient du développement du zygote. Elle constitue, comme il vient d'être dit, l'unique blastéa du méosporophyte. Son ontogénèse comporte une première cinèse méotique (réductrice) suivie de cinèses haploïdes, exactement comme cela a lieu dans l'ontogénèse des blastéas gamétiques $\gamma\,\sigma$ et $\gamma\,\varphi$ du Fucus. Ces blastéas gamétiques du Fucus sont, bien que cela puisse paraître surprenant, homologues à la blastéa $\gamma\,\mathcal{P}$ du Volvox, laquelle doit être considérée comme dérivant d'une blastéa gamétique, ancestrale, devenue nécessairement et définitivement parthénogénétique.

GAMÉTOPHYTE DU VOLVOX

Le gamétophyte, ou ensemble des mérismes, à ontogénèse purement haploïde, qui conduisent de la méospore aux gamètes, a pour composition.

$$\alpha'\,\mathcal{P} + \beta'\,\underset{+}{\sigma} + \begin{cases} \gamma'\,\sigma \\ \gamma'\,\varphi \end{cases}$$

$\alpha'\,\mathcal{P}$ représentant la série facultative (c'est-à-dire longue, ou courte, ou nulle) des blastéas haploïdes asexuées.

SÉRIE DES BLASTÉAS ASEXUÉES, FACULTATIVES $\alpha'\,\mathcal{P}$

La série des blastéas gamétophytiques $\alpha'\,\mathcal{P}$ constitue une succession, de longueur extrêmement variable, suivant les cir-

constances, de blastéas asexuées, c'est-à-dire ne produisant que des gonidies asexuées. C'est une série de mérismes qui ne présentent pas le caractère de mérismes nécessaires, mais, seulement le caractère de mérismes facultatifs, en sorte que, réduit à ses mérismes strictement nécessaires, l'orthobionte du Volvox ne présente plus que la composition

$$\gamma\,\mathfrak{m} \,|||\, + \beta'\,\mathfrak{h} + \begin{cases} \gamma'\,\mathfrak{o} \\ \gamma'\,\mathfrak{q} \end{cases}$$

Chez le Volvox aureus, le nombre total des bipartitions des blastéas $\gamma\,\mathfrak{m}$ (de même que celui de la blastéa $\beta\,\mathfrak{o}$) est

quelquefois, de 9 bipartitions génératrices de $2^9 = 512$ téléplastides ;

très souvent de 10 bipartitions génératrices de $2^{10} = 1024$ téléplastides ;

quelquefois, de 11 bipartitions génératrices de $2^{11} = 2048$ téléplastides.

Chez le Volvox globator, le nombre total des bipartitions est pour ces mêmes blastéas haploïdes :

souvent, de 12 bipartitions génératrices de $2^{12} = 4096$ téléplastides ;

parfois, de 14 bipartitions génératrices de $2^{14} = 16384$ téléplastides.

BLASTÉA GAMÉTOCYTIQUE, BISEXUÉE $\beta'\,\mathfrak{h}$

La blastéa subterminale, bisexuée, $\beta'\,\mathfrak{h}$ forme, comme nous l'avons dit, avec les blastéas méotique $\gamma\,\mathfrak{m}$ et gamétiques $\gamma'\,\mathfrak{o}$ et $\gamma'\,\mathfrak{q}$, les mérismes nécessaires de l'orthobionte.

Le symbole de cette blastéa est accompagné d'un accent, signe qui indique que les cinèses de son ontogénèse sont haploïdes.

Elle est, normalement, bisexuée, parce que, en outre de cytes asexués, elle produit généralement, à la fois :

des spermocytes, ou gonidies se développant en blastéas spermiennes,

des oocytes, ou gonidies se développant en blastéas oosphériennes.

Toutefois, elle peut, par exemple, chez le Volvox aureus, dans certaines circonstances saisonnières, perdre son état bisexué ancestral et devenir unisexuée. Dans ce cas, la formule orthobiontique devient, par exemple

$$\gamma\,\text{♂}\,\text{|||} + \begin{cases} \beta'\text{♂} + \gamma'\text{♂} \\ \beta'\text{⚥} + \begin{cases} \gamma'\text{♂} \\ \gamma'\text{♀} \end{cases} \end{cases}$$

ou, même,

$$\gamma\,\text{♂}\,\text{|||} + \begin{cases} \beta'\text{♂} + \gamma'\text{♂} \\ \beta'\text{♀} + \gamma'\text{♀} \end{cases}$$

BLASTÉA SPERMIENNE $\gamma'\text{♂}$

Chacun des spermocytes, produits par la blastéa gamétocytique $\beta'\text{⚥}$, se développe en une blastéa spermienne $\gamma'\text{♂}$. Celle-ci consiste en une nappe tabulaire, ou cupuliforme, ou sphérique de spermies dont le nombre peut varier, suivant les espèces et suivant les circonstances, de $2^4 = 16$ à $2^{10} = 1024$.

La figure 5 représente une blastéa spermienne, tabulaire, à 32 spermies, du Volvox aureus.

La figure 28 représente une blastéa spermienne, sphérique, à 512 spermies, du Volvox globator. Dans l'exemple représenté par cette figure les flagellums ne trouvent, au moment de leur émission, qu'un espace étroit entre la surface de la blastéa et la membrane vésiculaire, blastéenne, laquelle n'a pas encore acquis son volume définitif. Il en résulte que les deux flagellums divergents, en voie de croissance, de chaque plastide, viennent buter sur la membrane ; mais, au lieu de se plier, plus ou moins irrégulièrement, ils s'incurvent l'un d'un côté, l'autre de l'autre, puis s'allongent, en restant appliqués contre la surface de la membrane. Il en résulte que l'ensemble des flagellums, venant de se former, constitue, entre la surface de la blastéa et la paroi de la vésicule, une suite d'arceaux remarquablement réguliers.

Ce dispositif prouve que les flagellums présentent, à la fois, de la rigidité et de l'élasticité.

Ultérieurement, la vésicule formée par la membrane blastéenne se dilate. Alors, par suite de leur ressort, les flagellums se redressent et se mettent en mouvement. Il en résulte qu'avant de se libérer la blastéa prend un mouvement de rotation dans le liquide remplissant la vésicule blastéenne gonflée, par une absorption osmotique d'eau.

BLASTÉA OOSPHÉRIENNE $\gamma'\text{♀}$

Chacun des oocytes produits par la blastéa $\beta'\text{⚥}$ se développe en une blastéa oosphérienne $\gamma'\text{♀}$ qui semble être multicellulaire,

au moins chez le Volvox globator. Voici ce que j'ai observé, chez cette espèce (fig. 11 à 19).

L'ocyte, ou cellule-mère d'oosphère, commence à se recouvrir d'une exine stratifiée, mamelonnée, qui s'épaissit de plus en plus. Bien avant l'apparition de l'intine, on constate que le contenu de l'exine en cours de formation est une grosse cellule, recouverte d'un follicule mince, lequel est parsemé, par exemple, d'environ 250 petites masses chromatiques, renflees, très colorables par l'hématoxyline et extrêmement nettes. Ces petites masses chromatiques s'aplatissent de plus en plus (fig. 14 à 17) et finissent par disparaître complètement. Les figures 11 à 17 montrent la coupe transversale du follicule. Les figures 18 et 19 qui représentent des coupes tangentielles de la blastéa oosphérienne montrent les masses chromatiques en question, vues presque à plat. Quelques-unes d'entre elles paraissent être accompagnées d'un corpuscule accessoire très petit (1/4 μ). On ne voit plus aucune trace de ces masses chromatiques, lorsque l'intine se forme.

Bien que je ne sois pas parvenu à observer des divisions nucléaires, j'ai considéré (1914) les masses chromatiques en question comme correspondant à des noyaux ou à des caryosomes d'oosphères abortives. Il en résulte, si cette interprétation est exacte, qu'il y aurait, chez le Volvox globator, une blastéa oosphérienne, multicellulaire, composée de nombreuses oophères folliculaires, abortives, éphémères, et d'une énorme oosphère évolutive. Chez le Volvox aureus, je n'ai pas retrouvé, jusqu'ici, un semblable follicule.

CARYOSOME ET CENTRIOLE DU NOYAU EN REPOS, DANS L'OOCYTE, L'OOSPHÈRE ET LE ZYGOTE DU VOLVOX AUREUS

Chez le Volvox aureus, il y a, dans le noyau de l'oocyte, par exemple dans le noyau qui est représenté par la figure 7 et qui mesure 8 μ de diamètre, un caryosome central, de 4 à 5 μ, qui se colore très fortement par l'hématoxyline. Lorsque les coupes

du noyau sont exceptionnellement favorables par leur direction et leur minceur, elles montrent dans les préparations colorées à l'hématoxyline ferrique de Heindenhain les particularités suivantes :

1. Le caryosome n'est pas homogène. Il présente dans son intérieur un certain nombre de petites masses arrondies, égales entre elles, très foncées, ayant environ 1 μ de diamètre et dont le nombre maximum observé est de 12 (fig. 6, 7, 9, 10). Bien qu'aucune observation n'indique qu'il puisse y avoir un rapport quelconque entre ces petites masses et les chromosomes, il y a lieu de faire remarquer que, chez le Volvox aureus, le nombre haploïde des chromosomes, nombre compté par Zimmermann (1921), est de 12.

2. Le caryosome se montre, parfois, entouré d'une auréole relativement peu colorable, de 1/2 μ d'épaisseur, ou d'une membrane très colorable ayant moins de 1/20 μ d'épaisseur. Cette dernière, dont ne n'ai pas toujours pu constater l'existence, n'est visible qu'au point où elle passe au-dessus du centriole dont il va être question.

3. Le caryosome est accompagné d'un petit corps accessoire, sphérique, de 0,3 à 0,5μ de diamètre, qui paraît être un centrosome ou centriole. Généralement, ce centriole touche d'un côté la mince membrane du caryosome (lorsque cette membrane est visible) et, de l'autre, la surface du caryosome (fig. 6 et 9).

4. Probablement, par suite de la tension de la membrane dont il vient d'être question, le corps accessoire (centriole) est pressé contre le caryosome et produit sur ce dernier une dépression cupuliforme, très nette. Il résulte de la présence de cette dépression que, dans certaines coupes particulièrement favorables, le centriole qui, d'un côté, touche la membrane caryosomienne et, de l'autre, la surface du caryosome, se détache, nettement, sur ses côtés, sur un fond tout à fait clair (fig. 1, 6, 7, 9).

Le caryosome et le centriole se retrouvent chez le Volvox globator (fig. 20, 21, 22 et 24). La dépression produite par le centriole sur le caryosome y est, généralement, méplate.

COMPARAISON DE LA FORMULE ORTHOBIONTIQUE DU VOLVOX AVEC CELLE DE L'ÊTRE VIVANT PRIMITIF ET AVEC CELLE DE L'ANIMAL

Puisque le Volvox comporte, à la suite d'une première génération, qui réalise la méose et constitue un méosporophyte, une deuxième génération, purement haploïde, qui constitue un gamétophyte et conduit aux gamètes, la comparaison de son orthobionte avec celui de l'Etre vivant primitif et avec celui de la Fourmi, prise comme exemple d'Animal parthénogénétique, et représentée par l'ensemble d'une Fourmi femelle-ouvrière, parthénogénétique, androgène, et de son fils, un mâle, s'établit comme suit, l'indication de la sexualité des mérismes étant laissée de côté :

1. Etre vivant primitif :	a +	α +	b +	β +	c +	γ | +	a' +	α' +	b' +	β' +	c' +	γ'
2. Fourmi (ouvrière+mâle) :		α +	b +	β		+ γ ‖ +		α' +	b' +	β'		+ γ'
3. Volvox :						γ ‖‖ +		α'		+ β'		+ γ'

ORTHOBIONTE DE L'ANIMAL

ORTHOBIONTE DE L'INSECTE

Dans nos précédents travaux, nous n'avons guère donné, comme exemple d'orthobionte animal, que l'orthobionte de l'Insecte, considéré dans le cas où il n'y a pas de parthénogénèse, orthobionte qui présente la composition

$$\begin{cases} \alpha♂ + b♂ + \beta♂ + \gamma♂ \\ \alpha♀ + b♀ + \beta♀ + \gamma♀ \end{cases}$$

Nous allons chercher à établir que cette formule orthobiontique, dont les symboles α, b, β, et γ sont expliqués dans l'énumération ci-après, s'applique aussi aux autres Métazoaires et, en particulier, aux Annélides et aux Vertébrés.

EXPLICATION DES SYMBOLES α, *b*, β, γ, FIGURANT DANS LA FORMULE ORTHOBIONTIQUE DE L'INSECTE

α = Blastéa initiale, somatique, sporienne. C'est une blastéa ergasio-gonidienne qui, dès l'apparition du Métazoaire, devient, par l'énorme développement de son ergasium et la transformation de celui-ci en un soma extrêmement compliqué, le mérisme, de beaucoup, le plus important de l'orthobionte.

Proplastide : Zygote. Suivant le type considéré et suivant les circonstances rencontrées, il est asexué, ou androgène ou gynécogène.

Ergasies : Les ergasies sont les cellules constitutives du soma. Elles sont extrêmement nombreuses et sont mises les unes (mésoderme testiculaire ou ovarien), au service direct, les autres (le reste du soma) au service indirect des gonidies et de leur descendance, le germen.

Gonidies : Cellules germinales primordiales ou Spores. Ces cellules ont la valeur orthobiontique de spores, puisqu'elles sont des téléplastides de blastéa et deviennent des proplastides de plèthéa, ce qui est la définition orthobiontique de la spore, chez tous les Etres vivants, Végétaux et Animaux. Chez tous les Animaux, les spores ou cellules germinales primordiales se séparent, très précocément, soit de la région mésodermique ou endodermique du blastoderme (Insecte), soit du mésoderme, soit de l'endoderme, et ne tardent pas à se mettre en rapport, comme cellules inquilines avec des cellules mésodermiques qui, en réponse réactionnelle à l'action du germen, créent, pour ce dernier, un organe stabulaire, glandulaire, nourricier, constituant la partie somatique de la gonade (testicule ou ovaire).

b = Plèthéa gonienne. Essaim de cellules germinales qui se multiplient considérablement, dans la gonade (ovaire ou testicule), de même que l'essaim plèthéen du Protozoaire ancestral se multipliait à l'état libre.

Proplastide : Cellule germinale primordiale ou Spore (andro-spore, gyno-spore).

Ergasies : absentes, la plèthéa *b* ayant conservé l'état purement gonidien, primitif, de l'essaim plèthéen du Protozoaire ancestral.

Gonidies : Au fur et à mesure que, par suite de leur déplacement dans la gonade, les cellules de l'essaim arrivent à rencontrer certaines circonstances, elles cessent de se multiplier, grossissent et deviennent des gonies (andro-gonie ou cellule-mère de blastéa spermocytique, gyno-gonie ou cellule-mère de blastéa oocytique).

β = Blastéa gamétocytique (spermocytique ou oocytique).

Proplastide : Gonie (andro-gonie ou gyno-gonie).

Ergasies : Dans la blastéa oocytique de certains Insectes (Dytiscus, Aphis, Bombus) il y a des oocytes abortifs transformés en ergasies nourricières et mis au service d'un oocyte évolutif, unique. Dans d'autres cas, il n'y a pas d'oocytes abortifs et la blastéa se réduit à un unique oocyte évolutif (Lepisma, Gryllus, Perla). Quant à la blastéa spermocytique, elle est toujours pluricellulaire et purement gonidienne, en sorte qu'elle ne comporte pas d'ergasies.

Gonidies : Gamétocytes (oocytes ou spermocytes).

γ = Blastéa gamétique (spermienne ou oosphérienne) réalisant la méose, par sa première cinèse.

Cette blastéa est quadricellulaire, chez les Annélides et les Insectes. Elle paraît être bicellulaire chez certains Vertébrés, d'après les observations de Bugnion et Popoff (1906).

Proplastide : Gamétocyte (oocyte ou spermocyte).

Ergasies : Absentes dans la blastéa spermienne. Dans la blastéa oosphérienne il n'y a qu'une oosphère évolutive, l'autre, ou les deux autres, deviennent des oosphères abortives, appelées globules polaires.

Gonidies : Dans la blastéa spermienne : quatre ou deux spermies. Dans la blastéa oosphérienne : une seule oosphère évolutive.

Nous avons hésité, jusqu'ici, à étendre la formule orthobiontique précédente aux Animaux autres que les Insectes, parce que nous n'arrivions pas à la faire cadrer avec les nombreuses descriptions de l'oogénèse et de la spermogénèse animales. Il n'en est plus de même, depuis que nous avons étudié les très intéressantes recherches de Bugnion et de Popoff (1904, 1905, 1906, 1907) sur la spermogénèse du Lombric et du Vertébré. En les interprétant comme nous allons le faire, ces recherches conduisent, pour ces deux types, à une formule orthobiontique identique à celle de l'Insecte.

Chez les Etres vivants à caractères primitifs, toutes les blastéas de l'orthobionte sont à peu près semblables entre elles, au point de vue du nombre de leurs cellules et au point de vue de leur structure morphologique. C'est, en particulier, le cas des blastéas γ, α', β' et γ'♂ de l'orthobionte du Volvox.

De même, chez l'Animal primitif, les blastéas α, β et γ étaient à peu près semblables entre elles, aux mêmes points de vue du nombre des cellules et de la structure morphologique.

Le résultat de l'évolution phylogénétique qui a fait apparaître le Métazoaire a été bien différent dans chacune des blastéas α, β et γ.

1. Dans la blastéa α il y a :

multiplication, dans une proportion immense, du nombre des ergasies ;

différenciation somatique de ces dernières (différenciation de 1er ordre) en trois catégories assez nettement délimitées, les ergasies ectodermiques, les endodermiques et les mésodermiques.

différenciation des ergasies de chacune de ces trois catégories (différenciation de deuxième ordre) en cellules qui se spécialisent à une fonction particulière, très distincte et bien délimitée (division du travail, poussée à l'extrême, par utilisation, amplification et complication de l'une des nombreuses propriétés primitives du plano-plastide ancestral) ;

apparition de l'aptitude du soma à se fragmenter par bourgeonnement ou par métamérisation, chaque bourgeon ou chaque métamère emportant avec lui, lors de sa libération, une portion du germen.

apparition subséquente de l'aptitude à former des indi-

vidus complexes, par non-séparation des bourgeons ou des métamères, parties qui demeurent définitivement associées et réalisent une nouvelle division du travail résultant de ce que telle ou telle fonction, qui s'effectue d'une manière identique, dans tous les bourgeons ou tous les métamères, tant que ceux-ci sont aptes à se séparer, devient, dès qu'ils ne sont plus aptes à se séparer, plus active dans l'un ou plusieurs d'entre eux, et disparaît, plus ou moins complètement, dans les autres.

2. Dans la blastéa $\beta\sigma$, il y a conservation d'un état purement gonidien, très primitif, avec une réduction notable du nombre des cellules, et conservation ou acquisition de l'aptitude à la fragmentation (fragmentation de la blastéa spermocytique $\beta\sigma$ du Lombric).

3. Dans la blastéa gamétique $\gamma\sigma$, il y a une régression extrême du nombre des cellules (spermies), nombre qui tombe :

à 4, dans la blastéa spermienne de l'Insecte,

à 2, dans la blastéa spermienne du Vertébré (d'après l'interprétation des observations de Bugnion et Popoff, 1916).

ORTHOBIONTE DU LOMBRIC (branche mâle)

La formule orthobiontique générale de l'Animal

$$\alpha + b + \beta + \gamma$$

devient chez le Lombric, si on y ajoute l'indication de la sexualité des mérismes

$$\alpha\overset{\sigma}{\underset{+}{\circ}} + \begin{cases} b\sigma + \beta\sigma + \gamma\sigma \\ b\varphi + \beta\varphi + \gamma\varphi \end{cases}$$

Examinons seulement la branche mâle

$$\alpha\overset{\sigma}{\underset{+}{\circ}} + b\sigma + \beta\sigma + \gamma\sigma$$

de cet orthobionte.

BLASTÉA SOMATO-SPORIENNE $\alpha\overset{\sigma}{\underset{+}{\circ}}$

A un stade non connu de l'ontogénèse, l'un des feuillets de l'embryon donne des cellules germinales, primordiales, mâles, (andro-spores) qui se logent dans certaines parties de quelques-uns des segments mésodermiques, parties qui, par suite d'une

réaction provoquée, d'abord par l'action des andro-spores, puis par celle de leur descendance, l'andro-germen, se transforment en organes stabulaires, glandulaires, nourriciers qui constituent la portion somatique d'une gonade mâle ou testicule.

PLÈTHÉA ANDRO-GONIENNE *b*♂

Chacune des cellules germinales primordiales mâles (andro-spores) se multiplie en un essaim de cellules germinales extrêmement nombreuses.

C'est la répétition du développement du Protozoaire ancestral en un essaim. Les seules différences consistent en ce que :

chez le Protozoaire ancestral, l'essaim est composé de plano-plastides flagellés, qui se multiplient à l'état libre ;

chez le Lombric, comme chez les autres Métazoaires, les cellules de l'essaim sont devenues des aplano-plastides emprisonnés, qui se multiplient en inquilins, dans le testicule, lequel constitue, pour eux, un logement stabulaire, à parois glandulaires nourricières.

Les cellules germinales de l'essaim en cours de multiplication arrivent, successivement, dans certaines régions du testicule, où elles rencontrent des circonstances qui les déterminent à cesser leurs bipartitions plèthéennes, multiplicatrices, et à devenir une andro-gonie, ou cellule-mère d'une blastéa spermocytique.

BLASTÉA SPERMOCYTIQUE β♂

L'ontogénèse de la blastéa spermocytique du Lombric consiste en une succession de bipartitions croisées, qui font apparaître successivement 2, 4, 8, 16... cellules. Cette ontogénèse est génératrice d'une blastéa symplastidienne, sphérique, dans laquelle les cellules sont certainement disposées en tétrades, comme dans la blastéa volvocéenne. Mais, dans cette blastéa, les plasmodesmes, au lieu de relier les cellules par leurs flancs, comme elles le font chez le Volvox, les rèlient par leur base, comme cela a lieu chez bon nombre de Protozoaires au moment où chacune de leurs bipartitions plèthéennes (multiplicatrices de l'essaim plèthéen) est sur le point de s'achever. Il en résulte que chaque cellule de la blastéa spermocytique du ~~Volvox~~ se Lombric trouve pourvue d'un pédoncule protoplasmique, et que l'ensemble de ces pédoncules forme un dendrum dichotomisé,

rayonnant, qui occupe le blastocèle de la blastéa. Cette situation particulière des plasmodesmes, situation qui en fait des pédoncules, ne change évidemment en rien la nature blastéenne du groupement cellulaire en question. Mais ces pédoncules protoplasmiques rayonnants résistent à l'allongement qui serait nécessaire pour que la blastéa puisse suivre, en conservant sa forme sphérique, l'accroissement de surface et de rayon qu'entraîne la multiplication de ses cellules. Il en résulte que, par exemple, au stade de 16 ou de 32 cellules, la blastéa spermocytique du Lombric s'ovalise, s'allonge et se coupe en deux blastéas fractionnaires, qui reprennent immédiatement la forme sphérique et peuvent continuer à se développer et, de nouveau, se couper en deux.

Ce processus est comparable à celui qui a été signalé, par Zacharias (1894), pour la sphère de l'Uroglena Volvox. Celle-ci s'ovalise, s'allonge et se divise en deux sphères-filles, dès que les cellules qui constituent la nappe sphérique deviennent trop nombreuses et déterminent, pour le rayon de la sphère, une augmentation trop grande pour qu'elle puisse être suivie par les courtes branches du dendrum dichotomisé, rayonnant, formé par les pédoncules.

Cette fragmentation des blastéas spermocytiques du Lombric, fragmentation qui n'est, peut-être, pas toujours nécessaire, conduit à des blastéas spermocytiques fragmentaires, généralement composées de 32 spermocytes ou cellules-mères de blastéas spermiennes. A ce moment, il y a un afflux, vers le centre du dendrum rayonnant formé par les pédoncules, de protoplasme résiduel, fourni par les jeunes spermocytes, et qui représente probablement, non pas un protoplasme nourricier, mais au contraire le protoplasme, usé ou inutile, qui est rejeté dans toute ontogénèse de blastéa. De cela, il résulte que les pédoncules se trouvent, bientôt, plus ou moins noyées dans une masse sphérique, centrale, non nucléée (spermophore), entourée par la nappe blastéenne, sphérique, que forment les spermocytes.

BLASTÉA SPERMIENNE $\gamma\sigma$

Sur la blastéa gamétocytique haploïde β' du Volvox, le spermocyte se développe, *in situ*, en une blastéa tabulaire, ou cupuliforme, ou sphérique, composée de une à 256 tétrades de spermies.

De même, sur la blastéa spermocytique diploïde β du Lombric, le spermocyte se divise, *in situ*, en une blastéa tabulaire de spermies ; mais cette blastéa tabulaire est toujours réduite à une seule tétrade.

Puisque, chez le Lombric, comme chez tout Métazoaire, nous sommes en présence d'une génération $\alpha + b + \beta + \gamma$ dont les 3 premiers mérismes $\alpha + b + \beta$ sont diploïdes, il en résulte que la première cinèse de la blastéa spermienne γ (première bipartition du spermocyte) est réductrice (de 32 à 16, d'après Calkins) du nombre des chromosomes ; tandis que, chez le Volvox où la blastéa spermienne γ' est terminale d'une génération entièrement haploïde, l'ontogénèse de cette blastéa spermienne est conservatrice du nombre haploïde des chromosomes, nombre qui est de 12, chez le Volvox aureus (Zimmermann, 1921).

Le résultat de l'ontognéèse, à deux cinèses, de la blastéa spermienne γ du Lombric, est la transformation :

de la blastéa spermocytique β, composée de 32 spermocytes,

en un groupement blastéen composée de 32 tétrades de spermies.

Ces 32 tétrades de spermies sont, comme le montre bien ce qui se passe chez le Volvox, 32 blastéas spermiennes, tabulaires, tétraplastidiennes, dont l'individualité, effacée dans une association coloniale, sphérique, se signale, cependant, chez le Lombric, par la méose de la première des deux cinèses de chaque tétrade, ou blastéa spermienne, quadricellulaire.

C'est, comme nous venons de le dire, exactement le même processus que celui qui fait apparaître les blastéas spermiennes, à la surface des blastéas spermocytiques, chez le Volvox. Les seules différences à signaler sont que :

chez le Lombric :

la blastéa spermocytique est purement gonidienne, c'est-à-dire uniquement composée de spermocytes ;

la blastéa spermienne est toujours une tablette réduite à une seule tétrade de spermies, et cette tétrade est intimement accolée à ses congénères au point qu'on ne peut plus la distinguer dans la nappe des spermies, celles-ci étant, toutes semblables et uniformément espacées ;

chez le Volvox :

la blastéa gamétocytique est ergasio-gonidienne, c'est-à-dire composée d'ergasies et de spermocytes ;

la blastéa spermienne est :

très rarement une tablette réduite à une tétrade de spermies,

rarement une tablette réduite à 2 ou 4 tétrades de spermies,

souvent une coupe à 8 ou 16 ou 32 tétrades de spermies,

souvent une sphère à 64 ou 128 tétrades de spermies,

quelquefois une sphère à 256 tétrades de spermies (1 024 spermies),

et, de plus, cette blastéa est toujours nettement séparée de ses congénèses par des aires couvertes d'ergasies.

ORTHOBIONTE DU VERTÉBRÉ MALE

L'orthobionte

$$\alpha + b + \beta + \gamma$$

de l'Animal, en général, devient chez le Vertébré, en tenant compte de l'unisexualité des mérismes, laquelle apparaît *ab ovo*,

$$\begin{cases} \alpha\♂ + b\♂ + \beta\♂ + \gamma\♂ \\ \alpha\♀ + b\♀ + \beta\♀ + \gamma\♀ \end{cases}$$

Examinons, ici encore, seulement la branche mâle de l'orthobionte. Cette branche est celle qui a conservé dans le germen de l'Animal, jusque chez le Vertébré, et même jusque chez le Mammifère, les caractères cellulaires et mérismatiques les plus primitifs.

BLASTÉA SOMATO-SPORIENNE $\alpha\♂$

A un stade ontogénétique très précoce, mais qui ne paraît pas avoir été bien précisé jusqu'ici, l'un des feuillets de l'embryon donne des cellules germinales primordiales mâles, ou andro-spores, plastides plus ou moins amiboïdes qui vont se loger, en inquilins, dans certaines parties de plusieurs segments méso-dermiques. Ces parties, par une adaptation réactionnelle au rôle de stabulaire que les andro-spores leur demandent de remplir, se transforment en deux organes glanduiaires, nourriciers qui constituent la portion somatique de deux andro-gonades ou testicules. Ces derniers sont composés de tubes (tubuli seminiferi) sur la paroi interne desquels apparaît précocément une nappe, discontinue ou continue, de cellules somatiques, méso-

dermiques, appelées cellules de Sertoli. Ce sont des cellules à noyau très visible, dont le cytoplasme est d'abord syncytial, puis assez bien délimité, mais diffluent, et qui jouent, pour chacune des androgonies produites par l'essaim plèthéen *b* et pour la blastéa spermocytique tabulaire (faisceau) résultant du développement de cette androgonie, le rôle d'un stabularium nourricier, propre.

PLÈTHÉA ANDRO-GONIENNE $b\sigma$

Les cellules germinales primordiales mâles (andro-spores) se multiplient, dans les tubes testiculaires, en essaims de cellules de plus en plus nombreuses (cellules germinales en cours de multiplication). Dès que l'une de ces cellules germinales rencontre, dans le tube qui la loge, des conditions déterminantes voulues, conditions dont la principale est probablement l'arrivée au contact d'une cellule de Sertoli, elle cesse ses bipartitions plèthéennes, multiplicatrices et devient une andro-gonie ou cellule-mère de blastéa spermocytique.

BLASTÉA SPERMOCYTIQUE $\beta\sigma$

L'andro-gonie pénètre dans l'intérieur du cytoplasme de celle des cellules de Sertoli dont la rencontre l'a déterminée à devenir une cellule-mère de blastéa spermocytique. Elle ne tarde pas à s'y développer en une blastéa du type tabulaire, généralement composée de 8 spermocytes dont on ne distingue guère que les noyaux. Les cellules constitutives de cette blastéa peuvent se séparer, plus ou moins, les unes des autres, par rupture partielle, prématurée, de leurs liaisons protoplasmiques (dissociation précoce de la blastéa), cependant elles demeurent bien groupées, maintenues en place par le cytoplasme diffluent que la cellule de Sertoli émet en direction de l'axe du tube, tandis que son noyau reste appliqué contre la paroi de ce tube.

BLASTÉA SPERMIENNE $\gamma\sigma$

Chez le Vertébré, comme chez le Volvox, l'Annélide et l'Insecte, la blastéa spermocytique ne se dissocie pas en spermocytes libérés. Ceux-ci se développent, *in situ*, en blastéas spermiennes. Mais, chez le Vertébré, au lieu d'être quadricellulaire, la blastéa

spermienne n'est plus que bicellulaire (Bugnion et Popoff, 1906). C'est une blastéa dont l'ontogénèse est réduite à l'unique division méotique ou division réalisant la réduction du nombre des chromosomes. Cette bicellularité de la blastéa méotique, spermienne, γ♂, du Vertébré est à rapprocher de la bicellularité de la blastéa haploïde, spermienne, andro-gamétophytique, γ'♂, de l'Angiophyte (Bryophyte, Ptéridophyte, Anthophyte).

Ainsi :

Chez le *Volvox*, la blastéa spermienne (tabulaire, ou cupuliforme ou sphérique, formée de 1 à 256 tétrades de spermies) est toujours bien distincte, parce qu'elle est emprisonnée dans une vésicule à double membrane (fig. 28) et que, de plus, elle est séparée de ses congénères par des aires formées d'ergasies.

Chez l'*Annélide*, la blastéa spermienne est une tétrade de spermies qui, avec ses congénèses, forme une nappe sphérique de tétrades de spermies, disposées autour d'une masse sphérique, non nucléée, de cytoplasme résiduel (spermophore).

Chez l'*Insecte*, la blastéa spermocytique est une tablette de spermocytes logée dans le cytoplasme diffluent, nourricier, émis en direction centripète par un follicule somatique, mésodermique, composé de plusieurs cellules (Coléoptères) ou pouvant se réduire (Lepidoptères) à une cellule unique appelée cellule de Verson. Cette nappe de spermocytes ne se dissocie pas. Chacun de ceux-ci se développe, *in situ*, en une blastéa spermienne, réduite à une seule tétrade de spermies. La nappe de n spermocytes devient donc une nappe de n tétrades de spermies et, par conséquent, une nappe de 4 n jeunes spermies qui ne tardent pas à s'allonger considérablement. Il en résulte que la nappe de jeunes spermies devient un long faisceau, composé de tétrades de spermies. Chez l'Hyponomeuta cognatella, la blastéa spermocytique est une nappe de 64 spermocytes et par conséquent, le faisceau spermien comprend 64 tétrades de spermies, soit 256 spermies (Bugnion et Popoff, 1906).

Chez le *Vertébré*, on peut, aux nombres de cellules près, répéter exactement ce qui vient d'être dit pour l'Insecte. La blastéa spermocytique est une nappe de 8 spermocytes, plus ou moins dissociée et noyée dans l'intérieur du cytoplasme diffluent d'une cellule stabulaire, nourricière, appelée cellule de Sertoli. Cette nappe ne libère pas ses 8 spermocytes. Chacun de ceux-ci se développe, non plus en une tétrade, mais en une

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY

dyade ou demi-tétrade de spermies, ayant la valeur orthobiontique d'une blastéa méotique, spermienne, réduite au minimum possible, qui est l'état bicellulaire. La nappe de 8 spermatocytes devient ainsi une nappe de 8 dyades, c'est-à-dire une nappe de 16 jeunes spermies.

Ensuite, les 16 jeunes spermies s'allongent considérablement, en sorte que la nappe devient un long faisceau de 16 spermies matures.

D'après Bugnion et Popoff, chez l'Homme, les faisceaux spermiens comprennent, tantôt 16, tantôt 8 spermies.

Il est très probable que, chez certains Vertébrés, la blastéa oosphérienne est bicellulaire, comme la blastéa spermienne.

Si cette hypothèse est exacte (et certaines observations semblent prouver qu'il en est parfois ainsi) il en résulte que :

chez l'Insecte femelle, la blastéa oosphérienne comporte une première bipartition méotique, suivie d'une bipartition haploïde, et comprend 1 oosphère évolutive et 3 oosphères abortives ou globules polaires ;

chez certains Vertébrés, la blastéa oosphérienne ne comporte qu'une seule bipartition, la bipartition méotique ou réductrice, et ne comprend qu'une seule oosphère évolutive et une seule oosphère abortive.

COMPARAISON DES TROIS BLASTÉAS DE L'ORTHOBIONTE DE L'ANIMAL

Il peut paraître surprenant de voir, dans l'orthobionte d'un Animal, par exemple dans l'orthobionte

$$\alpha♂ + b♂ + \beta♂ + \gamma♂$$

d'un Mammifère mâle, associés, comme mérismes de valeur ancestrale similaire :

1. la blastéa ergasio-sporienne $\alpha♂$ qui comporte :
   un soma composé de milliers ou de millions d'ergasies,
   un très petit nombre de cellules germinales primordiales mâles ou andro-spores ;
2. la blastéa spermocytique $\beta♂$ qui comporte seulement :
   8 spermocytes,
3. la blastéa $\gamma♂$ qui comporte seulement :
   2 spermies.

Ces différences dans le nombre des cellules, ainsi que les diffé-

rences morphologiques des cellules, sont les conséquences des faits suivants.

1. La véritable unité d'Etre vivant est l'orthobionte qui est composé d'une suite de mérismes (plèthéas et blastéas).

2. Les plèthéas et les blastéas constitutives d'un orthobionte, chez les Etres vivants primitifs (espèces primitives), doivent bien être considérées comme présentant respectivement entre elles, au point de vue du nombre et de l'uniformité des cellules, des valeurs à peu près équivalentes.

3. Chaque plèthéa et chaque blastéa de l'orthobionte évolue pour son propre compte.

4. Les plus importants des processus mis en jeu dans la phylogénèse sont :

l'amplification du mérisme, comme cela a lieu pour :

la blastéa α de l'Animal,

la plèthéa gamétophytique c' du Bryphoyte,

la plèthéa méosporophytique c du Rhizophyte (Ptéritophyte et Anthophyte).

la régression du mérisme, régression qui peut être poussée au point de réduire le nombre des cellules constitutives du mérisme à :

16 cellules, dans certaines blastéas spermiennes des Volvocacées,

8 cellules, dans la blastéa spermocytique du Mammifère,

4 cellules, dans la blastéa gamétique (spermienne ou oosphérienne) de l'Insecte,

2 cellules, dans la blastéa gamétique du Vertébré,

1 cellule, dans la blastéa gamétique du Polysiphonia et dans celle du Laminaria,

1 cellule dans la plèthéa du méosporophyte des Chlorophycées (Ulothrix, Draparnaudia, Coleochaete, Chara, Oedogonium), méosporophyte dans lequel l'état plèthéen, devenu unicellulaire et vituel, se confond, aux transformations intracellulaires près, avec l'état de zygote, et peut, par conséquent, être considéré comme ayant disparu.

5. L'amplification d'un mérisme de l'orthobionte entraîne, par suite de compensation connexe, une régression, généralement inégale, des autres mérismes de l'orthobionte.

6. Plus l'amplification du mérisme devenu prépondérant dans l'orthobionte est considérable, plus grande est la réduction de celui des mérismes qui régresse le plus.

COMPARAISON MORPHOLOGIQUE DE LA BLASTÉA VOLVOCÉENNE ET DE LA BLASTÉA ANIMALE PRIMITIVE

On peut admettre comme certain que la blastéa volvocéenne est assez fidèlement représentative de la blastéa animale primitive, considérée au stade ou son état téléplastidien n'a pas encore transformé l'état de blastéa sphérique en état de gastréa.

Les différences entre la blastéa volvocéenne végétale et la blastéa primitive animale sont les suivantes :

1. Au point de vue du mode de nutrition :

1^a. La blastéa volvocéenne présente le mode de nutrition phytique, consitant en photosytnhèses réalisées, aux dépens de substances purement minérales, par des chromatophores chlorophylliens ;

1^b. La blastéa animale présente le mode de nutrition zoïque, consistant en capture amiboïde, ingestion et digestion de particules alimentaires, d'origine organique (végétale ou animale).

2. Au point de vue des aptitudes à l'évolution phylogénétique du blastoderme :

2^a. La blastéa volvocéenne se montre apte à répéter des orthobiontes composés chacun d'une série de blastéas $n\alpha' + \beta' + \gamma'$, série dans laquelle :

α' et β' présentent la différenciation ergasio-gonidienne, mais se montrent inaptes à une ample évolution phylogénétique ;

γ' conserve dans la branche mâle (spermienne) le caractère d'une blastéa primitive, purement gonidienne ;

2^b. La blastéa animale se montre apte à répéter des orthobiontes comprenant une succession de 3 blastéas α, β et γ, succesion dans laquelle :

α (blastéa maternelle) transforme son ergasium en un soma apte à fournir une immense évolution phylogénétique (différenciation du blastoderme en trois parties, l'ectoderme, le mésoderme et l'endoderme, et différenciations ultérieures considérables dans chacune de ces trois parties) ;

β (blastéa-fille) ne dépasse pas un état ergasio-gonidien similaire de celui du Volvox (blastéa femelle, ergasio-gonidienne composée, chez certains Insectes, d'ergasies nourricières et d'une cellule gonidienne, l'oocyte).

γ (blastéa petite-fille) ne se montre apte qu'à faire régresser le nombre de ses cellules en leur conservant le caractère ancestral purement gonidien (tablette ou faisceau consistant en une seule tétrade, ou même en une dyade de spermies).

Ces différences essentielles mises à part, on reste en présence des faits suivants, communs à la blastéa végétale volvocéenne et à la blastéa animale ancestrale (et, dans certains cas, à sa représentation, appelée blastula, dans les ontogénèses des Métazoaires).

1. La blastéa consiste en une nappe sphérique formée d'une assise de cellules qui constitue le blastoderme.

2. Le blastoderme entoure une cavité, le blastocèle.

3. Il présente un pôle crucial (ou dorsal).

4. Il présente un orifice, le phialopore, dont le centre constitue un pôle phialoporique (ou ventral).

5. Les deux pôles déterminent un axe diamétral.

6. La 1re bipartition (passage du stade 1 au stade 2) permet de définir une moitié gauche et une moitié droite.

7. Les cellules constitutives du blastoderme sont réunies par des plasmodesmes qui sont :

relativement énormes, entre les ontoplastides de la blastéa volvocéenne ;

fins et fasciculés, entre les téléplastides de cette même blastéa ;

fins, multiples, peut-être les uns primaires et les autres secondaires, entre les ontoplastides (blastomères) de la blastéa animale.

8. Les cellules du blastoderme présentent des caractères de cellules primitives. Elles sont nourricières, secrétrices, conductrices d'influx, contractiles et pourvues d'un appareil flagellaire.

9. Elles se différencient :

en ergasies, qui forment un ergasium constituant la presque totalité du blastoderme ;

en gonidies (spores ou cytes).

10. Le blastoderme ergasien se différencie en 3 régions non nettement délimitées, mais passant graduellement de l'une à l'autre. Ces 3 régions sont :

la calotte cruciale ou dorsale,

la calotte phialoporique ou ventrale,

la zone équatoriale, ou zone de passage entre les deux précédentes.

11. Sur la calotte cruciale (et sans doute aussi dans la zone équatoriale) les plastides rendent prépondérants leurs caractères sensitifs et conducteurs d'influx.

12. Sur la calotte phialoporique les plastides rendent prépondérants leurs caractères nourriciers. Dans la blastéa animale c'est cette calotte péri-phialoporique qui constitue l'aire nourricière (aire nourricière externe de la dépéa, aire nourricère invaginée de la gastréa).

13. Les plastides qui conservent l'état gonidien ancestral sont localisés sur cette aire nourricière, ce qui peut conduire à admettre que dans la blastéa somatique α du Métazoaire les gonidies appartiennent à la région endodermique du blastoderme non encore différencié (Insecte), ou chez d'autres types, à l'endoderme déjà différencié.

Dans la blastéa volvocéenne et dans la blastéa animale primitive, les gonidies ne sont nourries que par les plastides de la calotte phialoporique.

Dans la blastéa α de l'Insecte, où la calotte phialoporique se différencie en un endoderme très spécialisé, les gonidies se séparent précocément du blastoderme, et après avoir vécu pendant quelque temps dans le liquide périblastéen (liquide de la vésicule qui entoure la blastéa) viennent s'installer, en inquilins, dans le mésoderme en cours de développement, mésoderme qui leur fournit un stabularium (partie somatique des gonades) dans lequel se développent les blastéas β et γ.

POSITION SYSTÉMATIQUE DU VOLVOX

Le mode de nutrition du Volvox étant le mode photosynthétique, réalisé par un chromatophore, ce type est certainement un Végétal.

Soit chez l'Etre vivant primitif, ou Phyto-zoo-flagellate primitif, qui, à la coloration photo-synthétique près, est encore passablement représenté à l'Epoque actuelle par la Chrysomonadine ; soit chez le Végétal primitif, ou Phytoflagellate pri-

mitif, qui, à la coloration photo-synthétique et à l'essaim plèthéen près (ce dernier ayant regressé jusqu'à l'état unicellulaire) est encore passablement représenté, à l'Epoque actuelle, par des Chloroflagellates tels que l'Euglène et la Chlamydomonadacée, le chromatophore, ou organelle de la fonction photosynthétique, a acquis, dans son complexe pigmentaire, les différenciations importantes qui, par leur apparition, ont déterminé la division précoce du Règne végétal en embranchements.

Ces embranchements sont :

le Cyanophyte,
le Rhodophyte,
le Phaeophyte,
le Chlorophyte,

Le *Cyanophyte* est caractérisé par une coloration bleuâtre due, principalement ou exclusivement, à la phycocyanine.

Le *Rhodophyte* est caractérisé par un mélange pigmentaire, de coloration variable, souvent rouge, composé principalement de phycoérythrine. Celle-ci est accompagnée de chlorophylle et de carotine.

Le *Phaeophyte* est caractérisé par un mélange pigmentaire, de coloration brune, composé de phaeophylle qu'accompagnent de la chlorophylle, de la fucoxanthine et de la carotine.

Le *Chlorophyte* est caractérisé par un mélange pigmentaire de coloration verte, consistant en chlorophylle accompagnée de xanthophylle et de carotine.

C'est à l'embranchement du Chlorophyte qu'appartient le Volvox.

La division du Chlorophyte en grands groupes phylogénétiques peut être établie, avec une certaine précision, grâce à des caractères assez nets. Ces groupes sont indiqués, avec la mention de l'un de leurs principaux caractères, dans l'énumération suivante.

ÉNUMÉRATION DES GROUPES SYSTÉMATIQUES PRIMORDIAUX DE L'EMBRANCHEMENT DES CHLOROPHYTES, EMBRANCHEMENT AUQUEL APPARTIENT LE VOLVOX

Chlorophyte, Les chlorophylles sont les subtances photo-synthétiques prépondérantes dans les chromatophores.

Chlorophycée. La plèthéa est un filament d'une seule file de cellules file qui peut se réduire à l'unicellularité.

Blastophyte. Les plèthéas sont réduites à l'état unicellulaire.

Blastophyte cénobial purement gonidien. Les plastides sont indépendants les uns des autres.

Tétrasporacée. Tétraspora, Apiocystis.

Blastophyte symplastidien. Les plastides sont réunis par des plasmodesmes.

Volvocale.

Volvocale se résolvant en un essaim blastéen de plano-spores libres et nageuses.

Chlamydomonadacée. Chlamydomonas, Haematococcus.

Volvocale à blastéa flagellée, libre et nageuse.

Volvocacée.

Volvocacée purement gonidienne.

Eudorinée. Gonium, Stephanosphaera, Pandorina, Eudorina.

Volvocacée devenue ergasio-gonidienne.

Volvocinée. Volvox, Campbellosphaera, Pleodorina.

Blastophyte syncytial. Les plastides forment une nappe syncytiale tubulaire.

Siphonée.

Siphonée à spermie biflagellée.

Isogame, aquatique.

Cladophoracée.

Anisogame, aquatico-terrestre.

Vaucheriacée. Présente une blastéa syncytiale aquatique, flagellée, libre et nageuse.

Siphonée à spermie uniflagellée.

Botrydium.

Stromatophyte. La plèthéa est une nappe ou stroma de tétrades de plastides.

Enteromorpha. Le stroma conserve l'état sacciforme primitif.

Monostroma. Le sac stromatique se fend et s'étale en une lame monostromatique.

Ulva. Le sac stromatique s'aplatit et s'étale en une lame distromatique.

Nématophyte. La plèthéa est un filament à une seule file de cellules.

Nématophyte à spermie biflagellée.

Type à segment unicellulaire.

Isogame.

Ulothricacée. La plèthéa est purement, ou presque purement gonidienne,

Chaetophoracée. La plèthéa a considérablement développé son ergasium.

Anisogame (oo-spermien).

Coleochaete. L'oogonie attire des filaments ergasiens qui la cortiquent.

Type à segments bicellulaires.

Characée. Nitella, Chara.

Nématophyte à spermie pourvue d'une couronne de cils.

Oedogonium.

Nématophyte à spermie pourvue de réserves, amiboïde, non flagellée.

Conjuguée. Cosmarium, Closterium, Zygnema, Spirogyra.

Angiophyte ou *Cormophyte.* Est strictement caractérisé par l'angium (méosporangium, gamétangium).

Bryophyte. Absence de racine. Prépondérance du gamétophyte.

Rhizophyte. Présence de la racine. Prépondérance du méosporophyte.

Ptéridophyte. La plèthéa gamétophytique, ou prothalle, est libre et bien développée.

Ptéridophyte Isosporé. La méospore se développe en un gamétophyte bisexuée.

Ptéridophyte Hétérosporé. La méospore se différencie en andro-méospore et gyno-méospore.

Anthophyte. La plèthéa gamétophytique est inquiline et très réduite.

Anthophyte Astigmaté. Le carpelle ne porte pas de stigmate.

Cycado-filicinée. La feuille mâle est semblables à la feuille stérile.

Gymnosperme. La feuille mâle est différenciée de la feuille stérile.

Anthophyte Stigmaté. Le carpelle porte un stigmate.

Dicotylédone. Le nombre des cotylédons s'est réduit à deux.

Monocotylédone. Le nombre des cotylédons s'est réduit de deux à un.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.
chronologique, des travaux relatifs aux Volvocales et de quelques autres travaux utiles à consulter pour l'étude de ce groupe

1719. Leeuwenhoeck, A. V., Epistolae ad. Soc. regiam anglicam seu continuatio mir. Arcanorum Naturae. Opera omnia, T. 3.

1803. Vaucher, J. P., Histoire des Conferves d'eau douce. Genève.

1836. Ehrenberg, C. J., Organisation, Systematik und Geogr. Verbreit, d. Infusions-thierchen. 3. Theile und Zusätze. Berlin, 1830-36.

1838. Ehrenberg, C. G., Die Infusionsthiere als vollkommene Organismen.

1844. Flotow, J. V., Ueber Haematococcus pluvialis. Nova Acta Acad. Leopold-Carol, T. 20, Wratisl.

1850. Cohn, F., Nachträge zur Naturgeschichte des Protococcus pluvialis Kütz, Nova Acta Acad. Leopold-Carol., T. 22, p. 607.

1851. Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen ueber die Keimung und Fruchtbildung hoeherer Kryptogamen und die Samenbildung der Coniferen. 187 p., Leipzig.

1852. Braun, A., Clamydococcus pluvialis bei Berlin. Bot. Zeit. T. 10, p. 245.

1853. Cohn, F., Ueber eine neue Gattung aus der Familie der Volvocineen. Zeitschr. f. wiss. Zool., T. 4.

1853. Williamson, W. C., Further elucidations of the structure of Volvox globator. Transact. Quart. journ. micr. Soc. New Ser. T. 1, p. 45-46, pl. 6.

1854. Stein, Fr., Die Infusionsthiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht.

1856. Fresenius, G., Ueber die Algengattungen Pandorina, Gonium und Raphidium. Abhandl. der Senckenberg. naturforsch. Gesellsch., T. 2, p. 187, pl. 8.

1857. Cohn, F. und Wichura, Ueber Stephanosphaera pluvialis. Nova Acta Acad. Leopold-Carol., T. 26, 1. Nachtrag.

1859. Carter, H. J., On Fecundation in Eudorina elegans und Cryptoglena. Ann. and Magaz. Nat. hist. S. 3, T. 3.

1859. Carter, H. J., On Fecundation in the two Volvoces and their specific. differences. Ann. Magaz. Nat. hist. S. 3, T. 3, p. 1, pl. 1.

1869. Pringsheim, N., Ueber Paarung von Schwärmsporen usw. Monatsbericht d. k. Akad. d. Wissensch. Berlin. Ges. Abhandl. 1.

1870. Cienkowski, Ueber Palmellaceen und einige Flagellaten. Arch. f. mikr. Anatomie.

1870. Cramer, C., Ueber Entstehung und Paarung der Schwärmsporen von Ulothrix. Naturf. Gesellschaft zu Zürich. T. 15.

1875. Braun, A., Bemerkungen zu Cohns Schrift ueber Volvox. Sitz. Ber. d. Ges. Naturf. Freunde zu Berlin. Bot. Z. 1875, p. 190.

1875. Braun, Al., Ueber einige Volvocineen. Bot. Ztg., 1875, p. 189 et 207.

1875. Cohn, F., Die Entwicklungsgeschichte der Gattung Volvox. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. T. 1, p. 93, pl. 2.

1875. Goroschankin, J., Genesis im Typus der palmellenartigen Algen. Versuch einer vergleichenden Morphologie der Volvocineae. Mitt. Kaiserl. Ges. naturf. Freunde in Moskau, T. 16. En russe, Ref. in Botan. Jahresber. f. 1875, p. 27.

1875. Otrokov, P., Ueber das Keimen der Zygoten bei Eudorina elegans Ehrbg. Nachr. d. k. Ges. der Liebhaber d. Naturw. d. Anthropologie und Ethnographie. T. 16. En russe.

1875. Rostafinski, J., Quelques mots sur l'Haematococcus lacustris, et sur les bases d'une classification naturelle des Algues Chlorosporées. Mém. de la Soc. des Sc. Nat. de Cherbourg, T. 19.

1876. Dodel, Arnold, Die Kraushaar-Alge, Ulothrix zonata. Ihre geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik, T. 10.

1876. Henneguy, L. Félix, Sur la reproduction du Volvox dioïque. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 83, p. 287.

1876. Reinhardt, L., Die Kopulation der Zoosporen bei Chlamydomonas pulvisculus Ehrb. und Stigeoclonium sp. Arb. d. Naturf. Ges. a. d. Univ. Charkow. T. 10.

1877. Warming, E., Ein vierzelliges Gonium (Tetramonas socialis Dujard.?) Botanisk Tidsskrift, 3 R. T. 1, p. 69. 1876-77.

1878. Reinke, J., Ueber Monostroma bullosum Thur. und Tetraspora lubrica Ktz. Pringsh. Jahrb., T. 11, p. 531.

1878. Stein, F. von, Der Organismus der Infusionsthiere. II. Der Organismus der Flagellaten oder Geisselinfusorien. 1. Haelfte. Leipzig.

1879. Henneguy, Germination of the Spores of Volvox dioicus. Ann. of Nat. hist. T. 3, p. 93.

1879. Kirchner, O., Ueber die Entwicklungsgeschichte von Volvox minor Stein. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Herausgegeben von F. Cohn. T. 3, H. 1, p. 95, pl. 6.

1879. Maupas, E., Sur la position systématique des Volvocinées et sur les limites du Règne végétal et animal. Compt. rend. Ac. des Sc., Paris, T. 88, p. 1274.

1880. Wills, On the structure and life history of Volvox globator. Midland Naturalist, III. Bot. Jahresber. T. 9, 1881, p. 367.

1882. Drude, Bau und Entwickelung der Kugelalge Volvox. Sitzungsber. und Abhandl. der naturw. Ges. Isis in Dresden 1882, p. 60.

1882. Goebel, K., Grundzüge der Systematik und speziellen Pflanzenmorphologie, Leipzig.

1882. Levick, Volvox globator. Is it a hollow Sphere? Transact. Birmingh. Nat. Hist. Soc. 1882.

1882. Schmitz, Fr., Die Chromatophoren den Algen. Bonn.

1883. Klebs, G., Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und. Infusorien. Arb. d. Bot. Inst. Tübingen, T. 1, p. 339.

1884. Cooke, M. C., British Fresh-Water Algae, exclus of Desmidieae a. Diatomaceae. 2 vols. Lond. 1882-84, 130 colour, plates.

1884. Hieronymus, G., Ueber Stephanosphaera pluvialis Cohn. Ein Beitrag zur Kenntnis der Volvocineen. Cohn's Beitr. z. Biol. der Pflanzen. T. 4, p. 51, pl. III et IV.

1884. Pfeffer, W, Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Untersuch a. d. botan. Inst. zu Tubingen, T. 1, p. 363.

1886. Blochmann, F., Ueber eine neue Haematococcusart. Naturhist. med. Verein, T. 3.

1886. Gay, F., Sur la formation des Kystes chez les Chlorosporées Bull. Soc. bot. de France, T. 33, p. 51.

1886. Klebs, G., Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Tübingen Untersuchungen, T. 2.

1887. Butschli, O., Bronn's Classen und Ordnungen. T. 1. : Protozoa. II. Abtheilung : Mastigophora (1883-1887).

1887. Seligo, Untersuchungen ueber Flagellaten. Cohns Beiträge, T. 4, p. 145.

1888. Dangeard, P. A., Note sur la formation des anthérozoïdes dans l'Eudorina elegans. Bull. Soc. Linn. de Normandie, Sér. 4, T. 2, p. 124.

1888. Mangin, L., Sur les réactifs iodés de la Cellulose. Bull. de la Soc. Bot. de France, T. 25, p. 421.

1888. Pfeffer. Ueber chemotaktische Bewegung von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Untersuch. bot. Inst. Tubingen, T. 2, p. 582.

1889. Klein, Ludwig., Morphologische und biologische Studien ueber die Gattung Volvox. I. Theil, Pringsh. Jahrbücher f. wiss. Bot. T. 20, p. 133, pl. 10 à 12.

1889. Klein, Ludwig., Neue Beiträge zur Kenntnis der Gattung Volvox. II. Theil. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., Jahrg. 7, p. 42.

1889. Overton, E., Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. Botanisches Centralblatt, T. 39, p. 243.

1889. Ryder, J. A., The polar differentiation of Volvox, and the specialisation of possible anterior Senseorgan. American Naturalist, T. 23, p. 218, 4 p.

1890. Cooke, M. C., Introduction to Fresh-Water-Algae. 13 pl. London.

1890. Garman, H., A Preliminary Report on the Animals of the Mississipi Bottoms near Quincy, Illinois, in August 1888. Part 1, State Lab. Nat. Hist., T. 3, p. 123.

1890. Goroschankin, Beitrage zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. Chlamydomonas Braunii. Bull. de la Soc. imp. des Naturalistes de Moscou, 1890.

1890. Klein, Ludwig, Vergleichende Untersuchungen ueber Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. III Theil. Ber. d. deutsch. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B. T., 5,

1890. Migula, W., Beiträge zur Kenntnis des Gonium pectorale. Bot. Centralbl., T. 43, p. 72, 103, 143, 1 pl.

1890. Moore, Spencer, L., Studies in vegetable Biology. V. Apiocystis, a Volvocinea etc. Journ. Linn. Soc. London, T. 25, p. 362.

1890. Wille, N., Volvocaceae, dans Engler-Prantl's Natürl. Pflanzenfamilien, I Teil, 2 Abteilung, p. 29.

1891. Gay, F., Rech. sur le développement et la classification de quelques Algues vertes. Thèse, Paris.

1891. Goroschankin, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. II. Chlamydomonas Reinhardi Dang. und seine Verwandten. Bull. de la Soc. imp. des Naturalistes de Moscou, 1891.

1891. Koln, Plasmaverbindungen bei Algen. Ber. d. deutsch., bot. Ges., T. 9, p. 9, pl. 1.

1892. Mangin, L., Propriétés et réactions des composés pectiques. Journ. de Bot., T. 6, p. 235.

1893. Fischer, A., Ueber die Geisseln einiger Flagellaten. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 56, p. 188, pl. 11 et 12.

1893. Franzé, R., Studien zur Systematik der Chlamydomonadinen. Bot. Zentralbl., T. 55, p. 392.

1893. Franzé, R., Ueber Verwandtschaft der Chlamydomonadineen (Magyar) Ungar. Zeitschr. Ref. Jahresber, T. 21, I, p. 91.

1893. Franzé, R., Zur Morphologie und Physiologie der Stigmata der Mastigophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool., T. 56, p. 138.

1893. Schmidle, W., Ueber Bau und Entwicklung von Chlamydomonas Kleinii n. sp., Flora, T. 77, p. 16.

1894. Clinton, G.-P., Pleodorina in Illinois. Botan. Gazette, T. 19, p. 383.

1894. Davis, Euglenopsis, a new Alga-Like Organism, Ann. of. Bot., T. 8, p. 377.

1894. Mottier, D.-M., Pleodorina in Indiana. Botan. Gazette, T. 19, p. 383.

1894. Shaw, W.-R., Pleodorina, a new genus of the Volvocineae Bot. Gaz., T. 19, p. 279, pl. 27.

1894. Zacharias, Otto, Ueber den Bau der Monaden und Familienstöcke von Uroglena volvox Ehrb. Zool. Anz., 17 Jahrg.

1895. Dill, O., Die Gattung Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten. Jahrb. f. wiss., T. 28, p. 323.

1895. Meyer, A., Ueber den Bau von Volvox aureus Ehrb. und. Volvox globator Ehrb. Bot. Centralblatt, T. 63, p. 225.

1896. Franzé, R., Beiträge zur Kenntnis der Algengattung Carteria. Termész. Fuzetek, T. 19, Budapest. (Ref. Jahresber., T. 24, 1, p. 29).

1896. Ishikawa, Notes on the japanese species of Volvox. Zool. Magaz., 1896, p. 25.

1896. Meyer, Arthur, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator, aureus und tertius, mit Rücksicht auf die thierischen Zellen. Bot. Zeitung, T. 54, p. 187.

1896. Schmidle, W., Chlamydomonas grandis Stein und Ch. Kleinii Schmidle. Flora, T. 82, p. 85.

1896. De Wildeman, Les Volvocacées. Essai de Systématique du genre. Ann. Soc. belge Microsc., T. 22.

1897. Wille, N., Chlorophyceae, in Engler und Prantl. Die natürl. Pflanzenfamilien, I., Theil, 2 Abth. Leipzig.

1898. Dangeard, P.-A., Mémoire sur les Chlamydomonadinées, ou Histoire d'une Cellule et théorie de la sexualité. Le Botaniste, VI, p. 65.

1898. Kofoid, Ch. A., Plankton-Studies II. On Pleodorina illinoisensis, a new species from the Plankton of the Illinois River. Bulletin of the Illinois state Laboratory of natural History, Urbana, Illinois, T. 5.

1898. Schroeder, B., Dangaerdia, ein neues Chytridineengenus auf Pandorina morum, Bary. Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch Jahrg. T. 16, p. 314, pl. 20.

1898. Schroeder, B., Pandorina morum, ihre ungeschlechtliche Vermehrung und ihre Parasiten. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. Zoolog.-bot Sitzg. v. 8 dez. 1898.

1899, Brand, F., Cladophera-Studien. Botan. Centralblatt, T. 79.

1899. Hazen, Th. Ell., The Life History of Sphaerella lacustris. (Haematococcus pluvialis). Mem. of Torr. Bot. Club, T. 6, Nr. 3, New-York.

1899. Senn, G., Ueber einige coloniebildende einzellige Algen. Bot. Ztg., T. 47, p. 40, 2 pl.

1900. Kofoid, Ch.-A., Plankton-Studies, III. On Platydorina, a new genus of the family Volvocidae. Annals and Magazine of Natural History. Ser. 7, Vol. 6.

1901. Blackman, F., The Primitive Algae and the Flagellata. Annals of Botany, T. 14. (1900 et 1901).

1901. Brand, F., Ueber einige Verhältnisse des Baues und Wachsthums von Cladophora. Botan. Centralblatt Beihefte, T. 10.

1902. Chodat, R., Algues vertes de la Suisse (Matériaux pour la Flore cryptogamique suisse).

1902. Schroeder, B., Untersuchungen ueber die Gallertbildungen der Algen. Verh. d. Nat. med. Ver. z. Heidelberg, Neue Folge, T. 7, p. 139.

1903. Schmidle, W., Bemerkungen zu einigen Süsswasseralgen. Ber. d. deutsch. bot. Ges., T. 21, p. 346.

1903. Wille, N., Algolog. Notizen IX-XIV. Carteria, Sphaerella, Chlamydomonas, Gloeococcus, Pteromonas, Cerasterias u. a. Nyt. Magazin for Naturvidenskaberne, T. 41, p. 89.

1903. Yendo, K., Three species of marine Eballocystis. The bot. Mag., Tokyo, T. 17, p. 199.

1904. Frank, Th., Kultur und Chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Bot. Zeitg. 1904.

1904. Hartmann, Max, Die Fortpflanzungsweisen der Organismen. Neubenennung und Eintheilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden. Biolog. Centralblatt, T. 24, p. 18.

1904. Meyer, Arthur, Orientirende Untersuchungen ueber Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Zeitung, 1904.

1905. Allen, Ch.-E., Die Keimung der Zygote bei Coleochaete. Ber. d. deutsch. Bot. Ges., 1905, p. 285.

1905, Bessey, Ch.-E., The structure and classification of the lower green Algae. Transact. amer. micr. Soc., T. 24, p. 121.

1905. Degen, A., Untersuch. ueber die contractile Vacuole und die Wabenstruktur d. Protoplasmas. Bot. Zeit., 1905, p. 163.

1905. Goroschankin, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. III. Chlamydomonas coccifera mihi. Flora, T. 94, p. 420.

1905. Teodoresco, E.-C., Organisation et développement du Dunaliella, nouveau genre de Volvocacée Polyblepharidée. Beihefte z. bot. Centralbl., T. 18, I.

1906. Bugnion, E. et N. Popoff, La signification des faisceaux spermatiques. Bibliographie anatomique, T. 16.

1906. Carlson, G.-W.-F., Ueber Botryodictyon elegans Lemm. usw. Bot. Studiee tillägnede F.-R. Kjellman. Upsala.

1906. Stempell, W., Beobachtungen an Volvox aureus Ehrbg. zoologischer Anzeiger, T. 30, p. 535, 5 p.

1906. Wille, N., Algolog. Untersuchungen der biol. Station in Drontheim. 3. Ueber eine neue marine Tetrasporacee. Det Kgl. norske Videnskaps selskebs Skrifter, 1906, Nr. 3.

1907. Pascher, A., Studien ueber die Schwärmer einiger Süsswasseralgen. Bibl. bot., T. 67.

1907. Powers, J.-H., New Forms of Volvox. Transact. of the Americ. Mikrosk Soc., T. 27, p. 123, pl. 11-14.

1907. Smith, Bertraux G., Volvox for laboratory use. Amer. Natural. T. 41, p. 31.

1907. Wollenweber, W., Das Stigma von Haematococcus. Ber. d. deutsch. bot. Ges., T. 25, p. 316.

1907. Wollenweber, W., Untersuchungen ueber die Algengattung Haematococcus. Berichten der deutsch. botanischen Gesellschaft, T. 16.

1908. Merton, H., Ueber den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis Kofoid. Zeitschr. f. wiss. Zool., T. 90, p. 445, pl. 27 et 28.

1908. Powers, J.-H., Further studies in Volvox, with descriptions of three new species. Transact. Americ. Mocroscop. Soc., T. 28, p. 141, pl. 23-26.

1908. Scherffel, A., Asterococcus n. g. superbus (Cienk) Scherffel, und dessen angebliche Beziehungen zu Eremosphaera. Ber. d. deutsch, bot. Ges. T. 26^{a}, p. 762.

1908. Scherffel, A., Einiges zur Kenntnis von Schizochlamys gelatinosa A. Br. Ber. d. deutsch. bot. Ges., T. 26^{a}, p. 783.

1909. Griffith, M., On two new members of the Volvocaceae. New Phytologist, T. 8, p. 130.

1909. Peebles, Florence, The life history of Sphaerella lacustris (Haematococcus pluvialis) usw.. Zentralbl. f. Bakt., II, T. 24, p. 511.

1909. Reichenow, E., Untersuchungen an Haematococcus pluvialis nebst Bemerkungen ueber andere Flagellaten. Arb. a. d. kaiserl. Gesundheitsamt, T. 33, Heft 1.

1909. Sticknay, Malcolm E., Notes on Spondylomorum quaternarium Ehrbg. Bull. sc. Labor. Denison Univers, T. 14, p. 233.

1910. Aragao, N. de Beaurepaire, Untersuchungen ueber Polytomella agilis n. g., n. sp. Memorias do Istituto Oswaldo Cruz, T. 2, p. 42.

1910. Chatton, E., Pleodorina californica à Banyuls-sur-Mer. Son cycle évolutif et sa signification philogénique. Bull. Scientif de la France et de la Belgique Sér. 7, T. 44, p. 309, pl. 7.

1910. Guillermond, A., A propos des corpuscules métachromatiques ou grains de volutine. Archiv. f. Protistenkunde, T. 19, p. 289.

1910. Jacobsen, H. C., Kulturversuche mit einigen niederen Volvocaceen. Zeitschr. f. Bot., T. 2, p. 145.

1910. Nemec, B., Ueber die Kernteilung bei Cladophora. Bull. intern. de l'Ac. d. Sc. de l'Emp. Fr. Jos., Cl. d. Sc. math. nat. et méd., Prag. 1910, p. 50.

1910, West, G.-S., Some new African species of Volvox. Journal of the Quekett Microscopical Club, Sér. 2, T. 11, p. 99, pl. 3.

1911. Schussnig, B., Beitrag zur Kenntnis von Gonium pectorale Müll. Osterr. bot. Zeitschr., T. 61, p. 121.

1911. Wille, N., Volovocaceae, in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, Nachträge, für 1890-1910, zum 1. Teil, 2. Abteilung, p. 15.

1912. Allister, Mc., Nuclear Division in Tetraspora lubrica. Ann. of. Bot. T. 27, p. 681.

1912. Harper, R. A., The Structure and Development of the Colony in Gonium. Transact. of the Americ. Microsc. Soc., T. 31, N° 2, p. 65, pl. 5.

1912. Jacobsen, H.-C., Die Kulturbedingungen von Haematococcus pluvialis. Fl. microbiol. Delft, T. 1.

1912. Janet, Charles, Le Volvox (1er Mémoire) 151 p., 15 fig.
1912. Pascher, A., Zur Kenntnis zweier Volvokalen. Hedwigia, T. 52, p. 274.
1912. West, G.-S., Algological Notes XII. New genus of Volvocaceae. Journ. of. Bot., T. 50, p. 326.
1913. Artari, Al., Zur Physiologie der Chlamydomonaden. 1. Versuche und Beobachtungen an Chlam. Ehrenbergii und verwandten Formen. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 52, p. 410.
1913. Conrad, W., Observations sur Eudorina elegans Ehrenbg. Recueil de l'Institut botanique Leo-Errera, T. 9, p. 321.
1913. Hartmann, Flagellata, i. Naturw. Handworterb., T. 3, p. 1179.
1913. Korschikoff, A., Spermatozopsis exsultans nov. gen. et sp. aus der Gruppe der Volvocales. Ber. d. deutsch. bot. Ges., T. 31, p. 174-183.
1913. Spargo, M.-W., The Genus Chlamydomonas. Washington Univers. Studies, T. 1, p. 65.
1914. Artari, Al., Zur Physiologie der Chlamydomonaden. 2. Einige neue Versuche und Beobachtungen. Jahrb. f. wiss. Bot., T. 53, p. 527.
1914. Bonnet, J., Reproduction sexuée et Alternance des générations chez les Algues. Progr. rei. bot., 1914, p. 4.
1914. Janet, Charles, Note préliminaire sur l'œuf du Volvox globator,. 12 p., 2 fig.,
1914. Janet, Charles, L'Alternance sporophyto-gamétophytique de générations chez les Algues, 108 p., 7 fig.
1914. Plumecke, O., Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Volvocaceen Genium pectorale als Wasserblüte. Ber. d. deutsch. bot. Ges., T. 32, p. 131.
1914. Rousselet, Charles-F., Remarks on two species of African Volvox. Journal of the Quekett Microscopical Club. Ser. 2, Vol. 12, p. 393.
1915. Growe, W. B., Pleodorina illinoisensis Kofoid in Britain. New Phytologist, T. 14, p. 169.
1915. Lemmermann, Brunnthaler, Pascher, Chlorophyaceae, II. Tetrasporales usw. Pascher's Süsswasserflora, T. 5, Iena.
1916. Doflein F., Lehrbuch der Protozoenkunde. 4 Aufl., Iena.
1916. Doflein, F., Polytomella agilis. Zool. Anzeiger, T. 40, p. 273.
1916. Janet, Charles, Sur la Phylogénèse de l'Orthobionte, 72 p., 6 tableaux, 8 pl.

1916. Kuwada, Y., Some peculiarities observed in the culture of Chlamydomonas. Bot. Mag., Tokyo, T. 30, p. 347.

1916. Pascher, A., Ueber die Kreuzung einzelliger, haploider Organismen : Chlamydomonas. Ber. d. deutsch. bot. Ges., T. 34, p. 228 à 242.

1916. Shaw, Walter R., Besseyosphaera, a new genus of the Volvocaceae. The Botanical Gazette, T. 61.

1916. Takeda, H., On Carteria Fritschii n. sp. Ann. of. Bot., T. 30, p. 369.

1916. Takeda, H., Scourfieldia cordiformis, a new Chlamydomonad. Ann. of. Bot., T. 30, p. 157 à 159.

1917. Buder, J., Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen. Pringsh-Jahrb., T. 58, p. 105.

1917. Pascher, A., Von der merkwürdigen Bewegungsweise einiger Flagellaten. Biol. Zentralbl., T. 37, p. 421.

1918. Delsman, H.-C., The egg-cleavage of Volvox globator and its relation to the movement of the adult form and to the cleavage types of Metazoa. (Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam 1918) Proceedings. T. 21.

1918. Doflein, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. X. Ueber Polytomella agilis Aragao, nebst Bemerkungen über die Kernteilung bei den Protozoen und den Stoffwechsel der Zuckerflagellaten.

1918. Hartmann, M., Untersuchungen ueber die Morphologie und Physiologie des Formwechsels, Entwicklung, Fortpflanzung, Befruchtung and Vererbung der Phytomonadinen (Volvocales). I. Ueber die Kern-und Zellteilung von Chlorogonium elongatum. Archiv. f. Protistenkunde, T. 39, p. 32.

1918. Hartmann, M., idem. II. Ueber dauernde rein agame Zuchtung von Eudorina elegans usw. Sitz-Ber. der Kgl. pr. Akad. d. Wiss. Berlin, 1918, p. 760.

1918. Janet, Charles, Sur le Botrydium granulatum. C. R. Acad. d. Sc., T. 166, p. 960, 4 p., 1 pl.

1919. Shaw, Walter-R., Campbellosphaera, a new genus of the Volovocaceae. The Philippine Journal of Science, Manila, T. 15, N° 6.

1920. Janet, Charles, Considérations sur l'Etre vivant. Première partie. Résumé préliminaire de la Constitution de l'Orthobionte, 80 p., 1 pl.

1921. Hartmann, M., Untersuchungen ueber die Morphologie und Physiologie des Formwechsels, Entwicklung, Fort-

pflanzung, Befruchtung und Vererbung der Phytomonadinen (Volvocales) III. Mitt. Die dauernd agame Zuchtung von Eudorina elegans, experimentelle Beiträge zum Befurchtungs und Todesprobelm. Archiv. f. Protistenkunde, T. 43, p. 223 à 286.

1921. Janet, Charles, Considérations sur l'Etre vivant. II. L'Individu, la sexualité, la Parthénogénèse et la Mort, au point de vue orthobiontique, 196 p., 1 pl.

1921. Zimmermann, Walter, Zur Entwicklungsgeschichte und Zytologie von Volvox. Jahrbücher fur wiss. Botan., T. 6, p. 256 à 294, pl. 1.

1922. Janet, Charles, Le Volvox. 2me Mémoire, 4 pl.

1922. Oltmanns, Friedrich, Morphologie und Biologie der Algen. 2. Auflage. 1. Bd. Chrysophyceae, Chlorophyceae.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 1

VOLVOX AUREUS

Grossissement 2 000 *(1 μ est représenté par 2 millimètres)*

Fig. 1. Oocyte de 42 μ. Noyau de 9 μ. Caryosome de 4 μ, déprimé par un centriole (de 0,6 μ) emprisonné sous la membrane caryosomienne. Le chromatophore montre un pyrénoïde dont la partie interne (pyrenocristal) est quadrangulaire. Une spermie est appliquée sur la membrane gonidienne. Dans cette figure et dans la suivante, l'étoilement du noyau est dû à l'action des réactifs.

Fig. 2. Oocyte de 40 μ. Noyau de 9 μ. Caryosome de 3, 4 μ appliqué contre la membrane nucléaire. On voit, dans les vacuoles, une sphère de 1,5 μ et trois autres plus petites (? noyaux d'oosphères abortives non encore disposés en follicule périphérique).

Fig. 3. Blastéa au stade de 16 ontoplastides. Ces derniers se sont contractés sous l'action des réactifs, en sorte que les plasmodesmes se sont étirés et sont devenus visibles. On remarque que, à l'inverse de ce qui se présentera ultérieurement, les noyaux sont internes. Les chromatophores dont on ne voit pas les limites sont externes. Ils contiennent de nombreux pyrénoïdes formant une nappe, au voisinage de la surface de la blastéa, c'est-à-dire dans la région qui reçoit le plus de lumière. Sur chaque caryosome il y a 2 points noirs (? centrioles).

Fig. 4. Blastéa ayant atteint le nombre de 1 024 téléplastides, lesquels sont sur le point d'émettre leurs flagellums La partie claire, distale, des noyaux est peut-être en rapport avec cette émission. Le plastide qui est plus gros que les autres et contient deux pyrénoïdes est une jeune gonidie.

Fig. 5. Blastéa spermienne, tabulaire, de 100 sur 114 μ, composée de 32 jeunes spermies. L'arrangement cellulaire comporte 4 tétrades de dyades. Chacune de ces tétrades de dyades (8 cellules) comporte 4 cellules périphériques, 3 cellules de la zone moyenne, et 1 cellule de la croix centrale. Le pourtour de cette tablette est homologue au pourtour du phialopore d'une blastéa sphérique. Les deux taches claires de chaque spermie correspondent peut-être aux aires d'émission des flagellums.

Fig. 6. Oocyte de 22 μ. Noyau de 8,5 μ. Caryosome de 4,5 μ contenant 12 petites masses sombres de 0,8 μ (Le rapport problématique que ces petites masses peuvent présenter avec les chromosomes n'a pas pu être étudié). Le centriole de 0,4 μ est maintenu par la membrane caryosomienne.

Fig. 7. Oocyte de 44 μ. Le caryosome présente une vacuole centrale entourée de 6 masses sombres de 0,8 μ. Le centrosome de 0,3 μ est logé dans une dépression du caryosome. On ne voit pas de membrane caryosomienne.

Fig. 8 et 9. Oocyte de 21 μ. Deux tranches successives du noyau. Dans la première tranche, qui n'atteint pas le caryosome (probablement excentré) il y a un corps indéterminé dont la présence est peut-être accidentelle. La seconde contient un caryosome de 4,8 μ contenant 11 petites masses sombres.

Fig. 10. Gonidie de 20 μ. Noyau de 9 μ. Caryosome de 5,5 μ montrant 10 masses sombres de 1 μ.

PLANCHE 2

VOLVOX GLOBATOR

Grossissement 2 000 *(1 μ est représenté por 2 millimètres)*

Fig. 11 à 19. Le follieule, d'existence éphémère, qui se voit dans les œufs ayant commeneé à former leur enveloppe kystique externe (exine). mais n'ayant pas encore commencé à former leur enveloppe kystique interne (intine). Ce follicule peut être interprété, provisoirement, comme étant une nappe blastéenne de noyaux d'oosphères abortives, d'existence éphémère qui ne tarde pas à être résorbée par l'oosphère évolutive ou par le zygote.

Fig. 11. Le plus gros des corps chromatiques, folliculaires, observées (4,6 × 1,6 μ). L'épaisseur de la lame cytoplasmique folliculaire est de 0,7 μ et celle de l'exine en voie de formation de 1 μ.

Fig. 12. Corps chromatiques géminées, de 2, 2 × 1,5 μ.

Fig. 13. Corps ehromatiques de 2,3 × 1,2 μ.

Fig. 14 à 17. Evanouissement progressif des corps chromatiques.

Fig. 16. Le follicule s'est séparé sous l'action des réactifs.

Fig. 18. Tranche, presque tangentielle, de l'œuf, montrant, vus à plat, trois corps chromatiques de 3 × 2,5 μ. Chacun de ces corps est accompagné d'un corpuscule accessoire de 0,3 μ.

Fig. 19. Tranche similaire de la précédente. Les corps chromatiques sont beaucoup plus petits (1,5 × 1 μ). L'exine a 2 μ d'épaisseur.

Fig. 20. Oocyte de 21 × 22 y montrant : son enveloppe téléplastidienne, séparée par suite de l'aetion des réaetifs, ses plasmodesmes nourriciers, son chromatophore pariétal à nombreux pyrénoïdes sphériques, son cytoplasme périnueléaire vacuolaire, encore dépourvu d'inclusions, sa membrane nucléaire, son nucléoplasme, son caryosome sphérique, à méplat, son centrosome. Il n'y a pas de membrane caryosomienne visible.

Fig. 21. Gonidie mature de 18 μ ou blastéa au stade unicellulaire. Noyau de 7,5 μ. Caryosome de 3,2 μ. Centrosome nettement biparti. Les membranes cellulaires de la blastéa maternelle s'étendent très loin vers son centre et se comportent, ainsi, tout autrement que eelles de la figure précédente.

Fig. 22. Gonidie venant de se diviser ou blastéa au stade bicellulaire. L'ensemble, ovoïde, des deux ontoplastides mesure 16,6 μ dans sa plus grande dimension. Les pyrénoïdes très nombreux forment une nappe pariétale. Les noyaux, qui sont tout à fait au contact l'un de l'autre, n'ont plus que 5,5 μ et les caryosomes que 2,5 μ. Les centrosomes sont divisés en deux et présentent des formes de demi-cercle ou de croissant. Toutes les ergasies voisines contiennent des substances de réserve.

Fig. 23. Blastéa venant de passer, par la division simultanée de tous ses noyaux, du stade de 32 au stade de 64 cellules. Les noyaux occupent une situation proximale et sont volumineux, mais leur membrane nucléaire n'a pas pu être reconnue. Les caryosomes n'ont plus que 1,6 μ. Les plasmodesmes sont relativement gros (2 à 2 ½ μ). Il y a des substances de réserve dans le cytoplasme périnucléaire.

PLANCHE 3

VOLVOX GLOBATOR

Grossissement 2 000 *(1 μ est représenté par 2 millimètres)*

Fig. 24, 25 et 26. Zygote en cours d'enkystement. On ne voit pas trace de follicule chromatique.

Fig. 24. Zygote dont l'exine, assez irrégulière (cas très fréquent) présente une épaisseur de 6 μ, entre ses tubercules coniques, dans sa partie la plus épaisse. Cette exine n'a pas encore atteint son épaisseur définitive. (Au moment où l'exine atteint son épaisseur définitive, les dépressions correspondant aux tubercules s'effacent et la surface interne de l'exine devient sphérique comme les surfaces externe et interne de l'intine). Des spermies, arrêtées probablement, dans leur tentative de pénétration, par la formation brusque de la première strate de l'exine, sont restées accolées à la surface de cette dernière. L'étoilement du noyau est dû à l'action des réactifs. Le centrosome n'est pas au contact du caryosome et l'on ne voit pas de membrane caryosomienne.

Fig. 25. Zygote différant du précédent par la mineur (1 μ) de son exine, et la régularité de ses tubercules coniques, relativement petits. Les pyrénoïdes sont très gros. (Il y a peut-être deux variétés distinctes de Volvox globator.)

Fig. 26. Zygote commençant à former son exine.

Fig. 27. Portion ergasienne de la surface d'une blastéa de 4 096 cellules, ayant atteint son complet développement et contenant, comme la blastéa représentée par la figure 28, des oocytes et des blastéas spermiennes. L'action des réactifs a contribué à donner aux plastides une forme circulaire et à étirer, sans les rompre, les plasmodesmes. Diamètre des cellules 7 μ. Diamètre des plastides 4 μ. On voit dans chaque cellule : le chromatophore, contenant un ou deux pyrénoïdes, le noyau contenant un caryosome pariétal, et deux petits cercles qui représentent les mamelons membraneux de sortie des flagellums. Ceux-ci ne sont indiqués que sur une cellule.

Fig. 28. Grosse blastéa bisexuée de 4 096 cellules parvenue au terme de son développement et déformée accidentellement. Cette blastéa contient des oocytes et des blastéas spermiennes (protérandrie). Une oogonie et une blastéa spermienne sont figurées.

Les ergasies sont assez étroitement enserrées dans leur membrane. Entre la strate externe de cette membrane et le plastide la membrane est gélifiée. Le pédoncule de gelée molle qui prolonge la membrane vers le centre de la blastéa est visible, sous forme contractée, sous quatre cellules.

L'oogonie figurée mesure 24 sur 21 μ et n'a pas encore atteint son complet développement. Son caryosome est entouré d'une auréole claire.

La blastéa spermienne figurée est logée dans sa double membrane. La membrane externe est la membrane téléplastidienne (maternelle). La membrane interne est la membrane proplastidienne ou blastéenne. Cette blastéa comprend 512 spermies de 5,5 × 2 μ. Chacune de ces dernières, contient un pyrénoïde. Le noyau présente un petit caryosome pariétal. Les flagellums viennent d'être émis. A cause de l'étroitesse du vide compris entre la surface de la blastéa et la face interne de la membrane blastéenne, les flagellums ont buté sur cette dernière et se sont cintrés dans leur partie proximale, tandis que leur partie distale, assez longue, est couchée contre la membrane et invisible. Cette blastéa haploïde, à 512 cellules, est homologue : à la blastéa spermienne tabulaire à 32 cellules représentée par la figure 5 (Volvox aureus) ; à la blastéa spermienne quadricellulaire de l'Abeille, à la blastéa spermienne bicellulaire de l'Angio-

phyte (Bryophyte, Ptéridophyte, Anthophyte) ; à la blastéa unicellulaire de la Rhodophycée Polysiphonia et de la Phaeophycée Laminaria. Elle présente aussi une homologie, de nature un peu différente, avec la blastéa spermienne méotique, à 64 spermies, du Fucus vesiculosus.

PLANCHE 4

VOLVOX GLOBATOR

Fig. 29. Grossissement 2 000. Blastéa venant de passer du stade de 16 au stade de 32 ontoplastides.

Le phialopore et le blastocèle sont largement ouverts.

Le blastoderme montre 3 zones :

la proximale, occupée par les noyaux,
la moyenne occupée par les réserves,
la distale occupée par les chromatophores et leurs pyrénoïdes.

A ce stade, la blastéa présente la disposition d'une invagination, en ce sens qu'il y a continuité d'orientation des cellules, de la blastéa-mère à la blastéa-fille. En fin d'ontogénèse les cellules de la blastéa-fille inverseront leur orientation, leur noyau et l'appareil cinétique générateur des deux flagellums, se portant du côté distal tandis que le chromatophore passe du côté proximal. Le pôle cinétique de la cellule passe ainsi, de l'extrémité proximale à l'extrémité distale de la cellule. (Comparer les blastéas ontoplastidiennes représentées par les figures 3, 22, 23, 29 et 31 avec les blastéas téléplastidiennes représentées par les figures 4, 20, 21, 28, 29, 30, 31, 34 et 35.)

Les ergasies de la blastéa-mère ont 7 μ de diamètre. La membrane externe forme un petit mamelon basilaire autour de la base de chaque flagellum. On voit encore les mamelons basilaires des deux flagellums (précocement disparus) du propiastide de la jeune blastéa.

Fig. 30. Grossissement 400 (1 millimètre représente 2,5 μ). Tranche coupée dans une blastéa de $2^{12} = 4096$ cellules. Les ergasies se sont usées au service des oocytes et sont sur le point de mourir. Elles n'ont plus que 3 à 4 μ de diamètre, tandis qu'elles peuvent atteindre 9 μ dans les jeunes blastéas venant d'émettre leurs flagellums. Cette blastéa contient une trentaine de zygotes enkystés de 40 μ de diamètre extérieur, zygotes dont dix sont représentés, par une portion plus ou moins grande, dans la tranchée considérée. Ces zygotes sont maintenus en place par leurs membranes oocytiques, lesquelles n'ont pas été figurées, non plus que les membranes des ergasies, pour ne pas surcharger la figure.

Fig. 31. Grossissement 800 (1 millimètre représente 1,25 μ). Blastéa au stade de 64 ontoplastides. Les ergasies de la blastéa-mère sont volumineuses. Elles ont 8 μ de diamètre. Elles ont, ainsi, deux fois le diamètre et huit fois le volume des ergasies usées de la blastéa représentée par la figure 30.

Dans la blastéa-fille, les ontoplastides n'ont plus qu'un volume à peu près égal à celui des orgasies de la blastéa-mère. Le développement de la blastéa du Volvox globator comporte donc, à partir de ce stade de 64 ontoplastides, une croissance notable, suffisante, en moyenne, pour rétablir le volume cellulaire après chaque bipartition, tandis que les cinq bipartitions précédentes sont notablement réductrices du volume des ontoplastides. Les plasmodesmes sont bien visibles dans la blastéa-mère et, par suite d'une contraction par les réactifs, sont devenus visibles entre trois des ontoplastides de la blastéa-fille.

Fig. 32. Grossissement 800. Première strate de l'exine du zygote. L'épaisseur de cette strate est d'environ 1/2 μ et est assez régulière. Elle forme des mamelons coniques, creux, remplis par le cytoplasme et ses inclusions.

Fig. 33. Grossissement 800. Enveloppe kystique, double, du zygote. L'exine a 5 μ d'épaisseur, entre ses mamelons, dans sa partie la plus épaisse. L'intime a 1,4 μ d'épaisseur. La face interne de l'exine et les faces externes et internes de l'intine sont unies et sphériques. Le diamètre de la surface interne de l'intine (surface sur laquelle s'applique le cytoplasme du zygote) a 26,5 μ. Le diamètre, mesuré à l'extérieur des mamelons coniques, est d'environ 44 μ. On voit le hile de liaison de l'exine et de l'intine.

Fig. 34. Grossissement 800. Zygote ayant achevé son enkystement. Le kyste est très irrégulier. Son épaisseur entre les mamelons est, dans la région du hile, de 1 1/2 μ et, dans la région diamétralement opposée, de 9 μ, dont 1 μ pour l'intine. On voit la membrane oocytique et, dans l'intérieur de celle-ci, une spermie morte.

Les ergasies de la cellule-mère ont de 4 à 7 μ de largeur. Elles montrent un chromatophore, un ou deux pyrénoïdes, le noyau avec son caryosome pariétal et deux flagellums rigides, aboutissant aux noyaux.

Fig. 35. Grossissement 800. Zygote en train de s'enkyster. On voit du dehors en dedans :

la membrane oocytique, dont la facette externe porte encore ses deux mamelons flagellaires ;

une spermie morte, dans la cavité de la membrane ;

l'exine, ayant déjà atteint 1 à 1 1/2 μ d'épaisseur ;

le cytoplasme chlorophyllien (chromatophore), qui pénètre dans les cônes creux de l'exine, est étroitement appliqué sur cette dernière et l'épaissit, par apposition de strates successives qui finiront par combler les cônes creux et rendront sphérique et unie la face interne de l'exine. (Le follicule de corps chromatiques a, sans doute, déjà disparu) ;

les pyrénoïdes, dont l'un a produit un bourgeon en voie de séparation;

le cytoplasme périnucléaire, contenant des vacuoles et des réserves ;

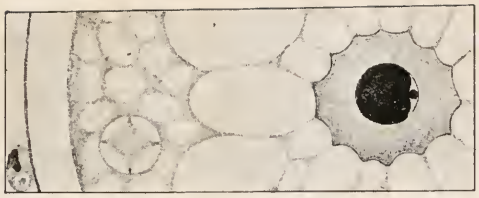
la membrane nucléaire ;

le suc nucléaire ;

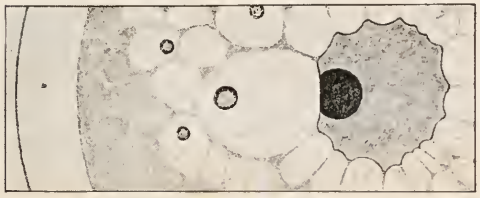
le caryosome ;

le centrosome.

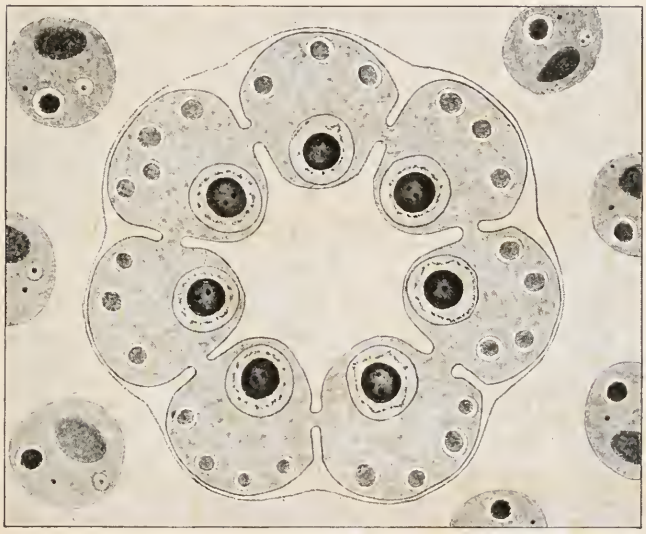
1



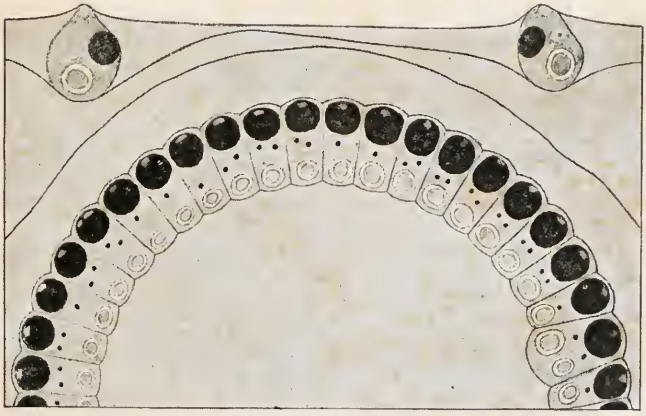
2



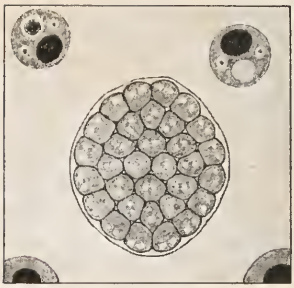
3



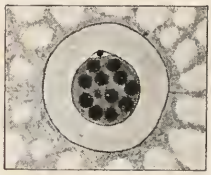
4



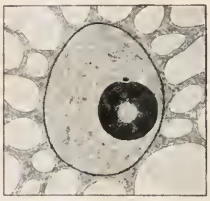
5



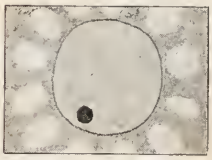
6



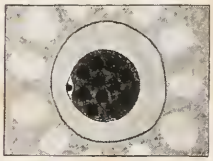
7



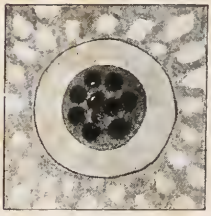
8



9



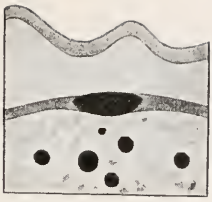
10



Ch. Janet del.

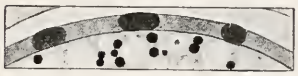
Volvox aureus Ehrbg.

11



12

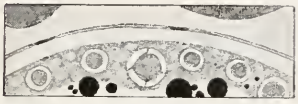
13



14

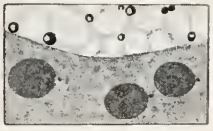
15

16



17

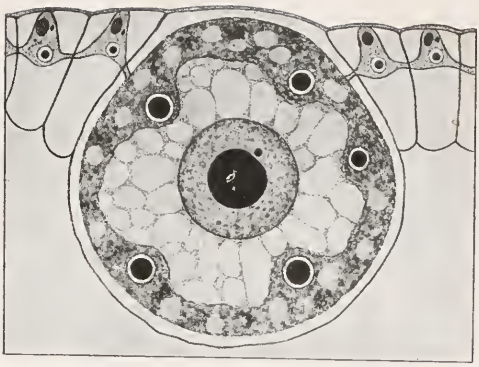
18



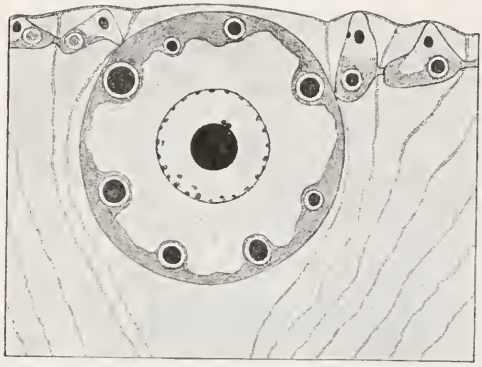
19

Ch. Janet del.

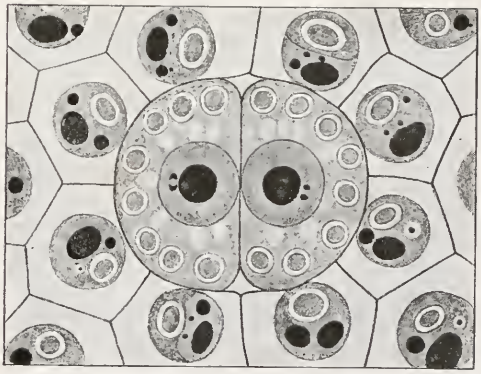
20



21

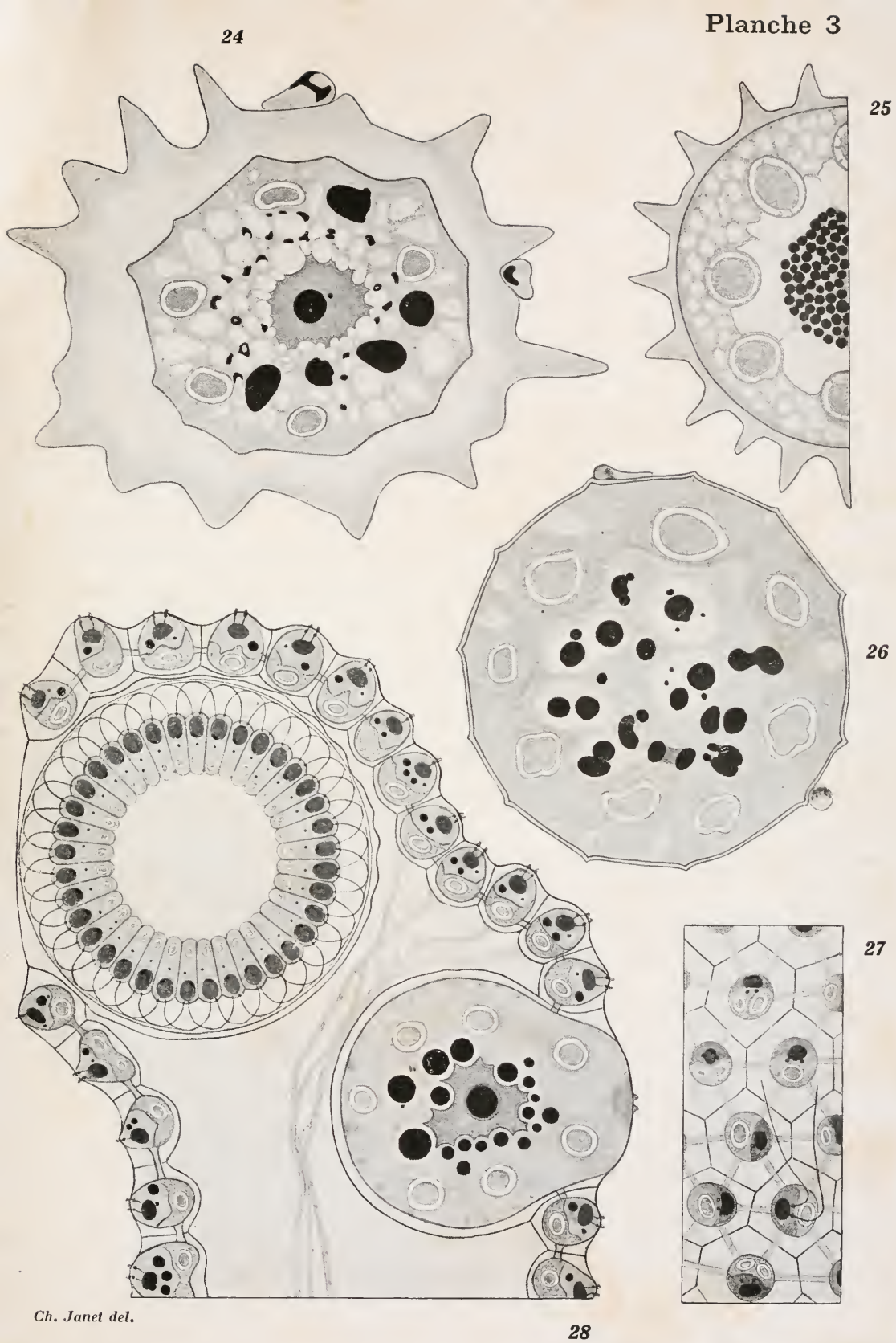


22



23

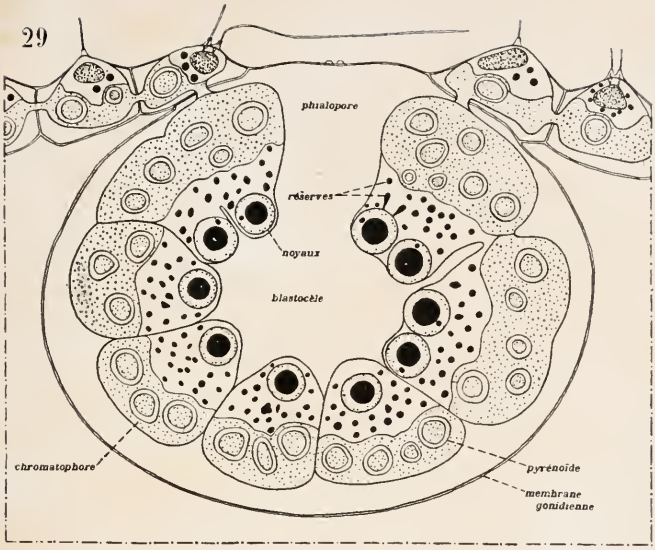
Volvox globator Ehrbg.



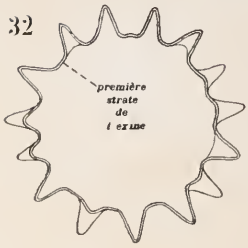
Ch. Janet del.

Volvox globator Ehrbg.

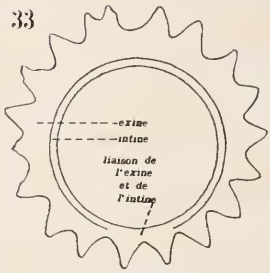
29



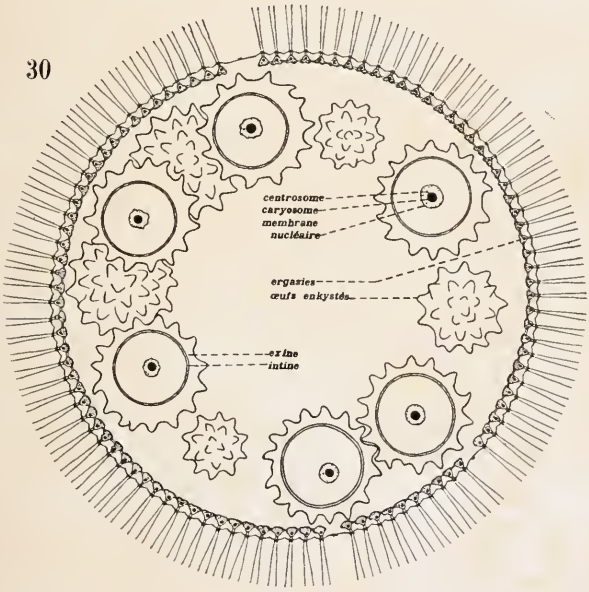
32



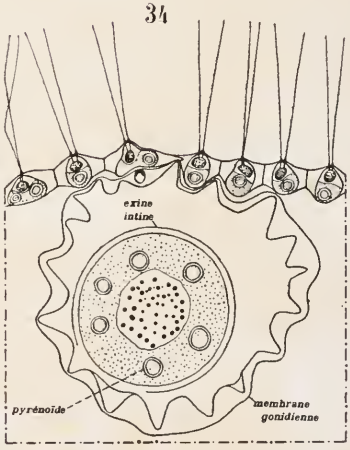
33



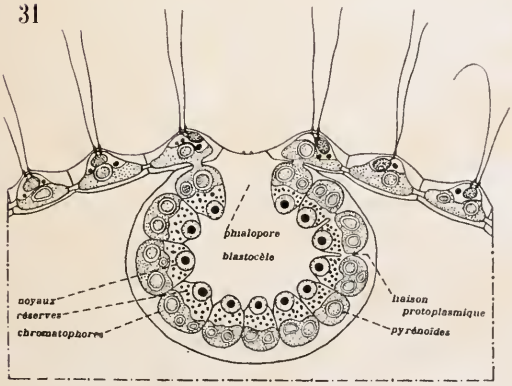
30



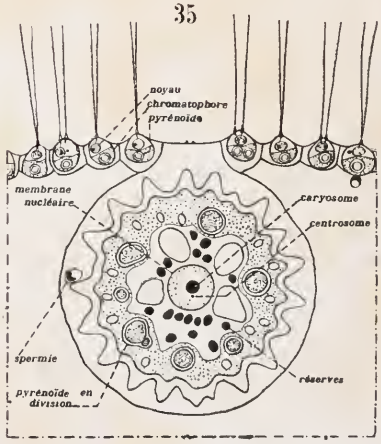
34



31



35



Ch. Janet del.

Volvox globator Ehrbg.

TABLE DES MATIÈRES

La blastéa végétale 3

Eléments constitutifs de l'orthobionte 4
- Plèthéa 5
- Blastéa 5
- Génération 7

Composition de l'orthobionte du Volvox $\gamma\,\text{♂}\,|||+\alpha'\,\text{♂}+\beta'\,\text{♂}+\begin{cases}\gamma'\,\text{♂}\\ \gamma'\,\text{♀}\end{cases}$ ... 8
- Alternance méosporophyto-gamétophytique 9
- La blastéa chez les Volvocales 11
  - Téléplastides des blastéas volvocéennes 12
  - Phialopore 13
  - Plasmodesmes 14
- Ergasium du mérisme 16
  - Soma du Métazoaire 17
- Dénomination orthobiontique des cellules reproductries du Volvox 18

Ontogénèse de la blastéa volvocéenne 22
- Constitution dyadique et tétradique de la nappe blastéenne 22
- Multiplication des plasmodesmes 24

Examen sommaire des cinq sortes de blastéas constitutives de l'orthobionte du Volvox 25
- Méosporophyte du Volvox 25
  - Blastéa méotique asexuée $\gamma\,\text{♂}$ 26
- Gamétophyte du Volvox 26
  - Série des blastéas asexuées, facultatives $\gamma\,\text{♂}$ 26
  - Blastéa gamétocytique bisexuée $\beta'\,\text{♂}$ 27
  - Blastéa spermienne $\gamma'\,\text{♂}$ 28
  - Blastéa oosphérienne $\gamma'\,\text{♀}$ 28

Caryosome et centriole du noyau en repos, dans l'oocyte, l'oosphère et le zygote du Volvox aureus 29

Comparaison de la formule orthobiontique du Volvox avec celle de l'Etre vivant primitif et avec celle de l'Animal 31

Orthobionte de l'Animal 31
- Orthobionte de l'Insecte 31
  - Explication des symboles α, b, β et γ figurant dans la formule orthobiontique de l'Insecte 32
- Orthobionte du Lombric (branche mâle) 34
  - Blastéo-somato-sporienne $\alpha\,\text{♂}$ 34
  - Plèthéa andro-gonienne $b\,\text{♂}$ 35
  - Blastéa spermocytique $\beta\,\text{♂}$ 35
  - Blastéa spermienne $\gamma\,\text{♂}$ 36

Orthobionte du Vertébré mâle 38
Blastéa somato-sporienne α♂ 38
Plèthéa andro-gonidienne b♂ 39
Blastéa spermocytique β♂ 39
Blastéa spermienne γ♂ 39
Comparaison des trois blastéas de l'orthobionte de l'Animal 41
Comparaison morphologique de la blastéa volvocéenne et de la blastéa animale primitive 43
Position systématique du Volvox 45
Enumération des groupes systématiques primordiaux de l'embranchement des Chlorophytes, embranchement auquel appartient le Volvox 46
Liste bibliographique chronologique des Travaux relatifs aux Volvocales et de quelques autres Travaux utiles à consulter pour l'étude de ce groupe 48
Explication des Planches 60

Imprimerie des *Presses Universitaires de France*. — 31.103. — 235.

THE NEW YORK PUBLIC LIBRARY